BULLETIN
DE LA
SOCIÉTÉ ROYALE DE BOTANIQUE DE BELGIQUE

TOME LXVIII. — DEUXIÈME SÉRIE.
TOME XVIII. — FASC. 2.

1936

IMPRIMERIE
J. DUCULOT
GEMBLOUX

IMPERIAL MYCOLOGICAL
15 AUG. 1936.
INSTITUTE

Prière d'adresser les envois de livres, bulletins, etc., pour la Société Royale de Botanique de Belgique à l'adresse ci-après :

BIBLIOTHÈQUE

de la Société Royale de Botanique de Belgique

SIÈGE SOCIAL : JARDIN BOTANIQUE DE L'ÉTAT

236, rue Royale

BRUXELLES-BELGIQUE

SÉANCE EXTRAORDINAIRE TENUE A NISMES LE DIMANCHE 23 JUIN 1935

Présidence de M. V. LATHOUWERS, président.

La séance est ouverte à 20 h. 30.

Sont présents : Melle Balle, MM. Baar, Bouillenne, Charlet, Demblon, Delarge, Desguin, Cosanday, Duvigneaud, le Rév. frère Ferdinand, MM. Francotte, Giltay, Gossiaux, Haverland, Hauman, Heinemann, Hénin, Imler, Lathouwers, Maréchal, Matagne, Monoyer, Melle Moulaert, M. Philippart et le secrétaire.

Étaient en outre présents : MMmes Bouillenne, Cosanday et Monoyer.

Se sont fait excuser MM. Beeli, Chainaye, Culot et Goffart.

Le président caractérise l'intérêt de l'herborisation de cette année et remercie les dévoués confrères A. Culot et C. Francotte qui ont bien voulu en assumer l'organisation et la conduite.

Il émet le vœu que l'herborisation annuelle de la Société réflète moins la préoccupation de trouver telle ou telle espèce rare que celle d'arriver à la connaissance d'ensemble de la flore, des rapports sociologiques de leurs composants et de leur relations œcologiques avec le milieu.

Un intéressant échange de vues s'établit sur cette question, auquel prennent notamment part : MM. Bouillenne, Hauman, Haverland et Hostie.

M. Francotte expose ensuite le programme de l'herborisation du lendemain et fait un tableau de la végétation que les excursionnistes auront l'occasion d'étudier.

Sont proclamés membres de la Société :

M. Florian Cosandey, Docteur en Sciences, professeur à l'Université de Lausanne, présenté par MM. Bouillenne et Monoyer.

M. Henri Hénin, comptable, rue Grégoire Chapuis, 101, à Seraing, présenté par MM. Charlet et le secrétaire ;

M. Gossiaux, Léon, employé, Mariembourg présenté par MM. Culot et Francotte ;

M. Philippart, Arthur, architecte de jardins, 2, rue d'Enhaive, Jambes, présenté par M. Francotte et le secrétaire ;

M. Sépulchre, Gaston, 28, rue Ambiorix, Liége, présenté par M. Charlet et le secrétaire.

La séance est levée à 22 heures.

SÉANCE DU 13 OCTOBRE 1935

Présidence de M. V. LATHOUWERS, président.

La séance est ouverte à 14 h. 30.

Sont présents : Mlle Balle, MM. Boulenger, De Wildeman, le Rév. frère Ferdinand, le Rév. père Henrard, M. Lathouwers, Mme Liebrecht-Lemaieur, MM. Martens, Mosseray, Rousseau, Tiberghien, Vanderwalle et le secrétaire.

Se sont excusés : MM. Beeli, Charlet, Culot, Hauman, Haverland, Hostie, Persy, Robyns et E. Van Aerdschot.

M. le président fait part du décès des éminents botanistes hollandais, H. de Vries et F. A. Went, membres associés et de celle du doyen des membres effectifs de la Société, le regretté professeur émérite de l'Université de Liége, baron Léon Frédéricq.

L'assemblée entend les communications suivantes :

M. P. Martens. — Pollination et biologie florale chez *Parnassia palustris*.

M. R. Vanderwalle. — A propos de la Gale noire de la Pomme de terre.

L'auteur décrit brièvement le cycle évolutif de *Synchytrium endobioticum*, l'agent causal de cette maladie et applique ces données à l'interprétation des faits de résistance variétale.

Le secrétaire présente, au nom de son auteur, une note de M. Persy intitulée : Nouvelles observations sur le comportement du nucléole dans la caryocinèse somatique de *Calystegia sepium* R. Br.

Sont proclamés membres de la Société :

M. Castagne, Émile, ingénieur chimiste agricole, Laboratoire de recherches chimiques du Ministère des Colonies à Tervueren, présenté par MM. Staner et Mosseray ;

M. Tilemans, Émile, ingénieur chimiste agricole, 43, rue Ernest Salu, Bruxelles IIe, présenté par M. E. Van Aerdschot et le secrétaire.

M. Van Meel, Louis, chimiste, 12, rue Huybrechts, Anvers, présenté par M. Hostie et le secrétaire.

La séance est levée à 17 h.

POLLINATION ET BIOLOGIE FLORALE CHEZ PARNASSIA PALUSTRIS

PAR **P. MARTENS,**
PROFESSEUR A L'UNIVERSITÉ DE LOUVAIN.

SOMMAIRE :

I. *Introduction. Etat de la question.*
II. *Maturité et réceptivité du stigmate.*
III. *Pollination directe et croisée pendant la « période mâle ». Rôle des insectes visiteurs.*
IV. *Recherches expérimentales. Résultats des pollinations croisée et directe.*
A. Introduction.
B. Méthodes.
C. Résultats.
1. Nombre de graines.
2. Délai de maturation du fruit.
3. Dimensions de la graine et de l'embryon.
4. Facultés germinatives.
5. Délai de germination.
D. Conclusion.
V. *Examen critique des « adaptations » au croisement.*
A. Dispositifs propres à interdire la pollination directe.
B. Dispositifs favorisant la pollination croisée.
1° Staminodes.
2° « Nectarosèmes ».
3° Couleur des pétales.
4° Insectes abordant la fleur par le côté.
5° Mouvement des étamines.
6° Développement successif de l'androcée.
VI. *Mouvement staminal, zygomorphie et préfloraison.*
1. Observations.
2. Commentaires.
3. Remarques sur la préfloraison et l'orientation du gynécée.
a) Calice.
b) Corolle.
c) Orientation du gynécée.
VII. *Résumé et conclusions.*
Bibliographie.

Bulletin de la Société Royale de Botanique de Belgique, t. LXVIII, fasc. 2, 1936.

I. — Introduction. État de la question.

La Parnassie des marais (*Parnassia palustris L.*) est, depuis longtemps, un matériel de choix en biologie florale. Mais pour celui qui désire se rendre compte, par lui-même, de la valeur des thèses « classiques » en ce domaine, il est peu démonstratif de donner la préférence à une espèce qui n'a fait encore l'objet d'aucune investigation : les conclusions, quelles qu'elles soient, pourront toujours être considérées comme propres à cette espèce, voire exceptionnelles. Dans l'état actuel des choses, il est souvent plus utile de porter son choix sur des espèces qui ont servi antérieurement à démontrer la thèse à vérifier. Trop souvent en effet, les chercheurs qui ont cru pouvoir généraliser des résultats antérieurs mais limités se sont contentés de vérifications bien plus sommaires que celles de leur devancier. Les observations originales portent alors le plus grand poids de la généralisation, mais comme elles sont anciennes — et donc affirmées « classiques » — on ne songe guère à se demander si leur solidité est bien en rapport avec leur charge. Remarque simpliste sans doute, mais d'application trop fréquente — et de conséquences trop graves — pour qu'on s'excuse de la présenter.

Rappelons d'abord l'organisation florale et l'histoire de la fleur de *Parnassia*, telles que les ont établies depuis longtemps de fort nombreux auteurs (Sprengel, 1793 (1) ; Vaucher, 1841 ; Wydler, 1844, 1857, 1860 ; Gris, 1868 ; Bennet, 1871 ; Müller, 1873 ; Drude, 1875 ; Knuth, 1898 ; Massart, 1904, 1923 ; Wéry, 1906, 1908 ; Francé, 1909 ; Kirchner, 1911 ; Kerner-Hansen, 1921 ; Troll, 1922 ; d'autres encore) et telles qu'elles sont résumées dans la plupart des traités étendus ou des grandes flores descriptives. L'accord entre ces auteurs est suffisant, sur le principal, pour me dispenser d'un « historique » détaillé, quitte à invoquer, à l'occasion, l'opinion particulière de l'un ou de l'autre. Nous verrons plus loin ce qu'il y a lieu de rejeter ou de retenir dans l'exposé qui va suivre.

On sait que la plante porte de longs pédoncules uniflores dressés, avec une bractée ou préfeuille (« Vorblatt »), embrassante sur le tiers inférieur, et une fleur terminale régulière, de formule : S 5, P 5, A 5, G 4 (plus rarement 3) ; l'ovaire est uniloculaire, à placentation pariétale, avec 4 stigmates sessiles ; la capsule est à déhiscence loculicide apicale et à 4 valves, avec des graines petites et nombreuses (Voir fig. 5 à 10, p. 208 et fig. 13, p. 210). Il y a en outre, opposés aux pétales et alternant avec les étamines, 5 organes nectarifères, ramifiés en poils capités, et interprétés souvent comme des staminodes.

Au moment où s'ouvre le bouton, les filets sont courts et les anthères appliquées étroitement contre le carpelle (fig. 1 a). Le filet d'une première étamine s'allonge

(1) Une partie du texte et des figures de Sprengel, relatifs à la Parnassie, a été reproduite, avec traduction flamande, dans un périodique belge. (Knuth, 1893).

alors lentement, tout en restant courbé parallèlement à la paroi carpellaire ; l'anthère, prête à s'ouvrir, est ainsi portée au dessus de l'ovaire, où les stigmates ne sont pas encore développés (fig. 1 b et fig. 5, p. 208). Un second mouvement rabat ensuite le filet presque horizontalement, éloignant de l'ovaire l'anthère vidée (fig. 2c). Ce double mouvement gagne successivement les 5 étamines, suivant un ordre dont on reparlera plus loin, et il dure normalement cinq jours au total, chaque anthère restant une journée au-dessus de l'ovaire. Les stigmates, inexistants pendant toute cette période (fig. 1, 2), ne commencent leur développement qu'après l'écartement de la dernière étamine et ne sont donc réceptifs que lorsque les cinq anthères sont vidées, voire même disparues, détachées de leur filet presqu'aussitôt après le dernier mouvement de celui-ci (fig. 3). Entre le stade « mâle » (les cinq premiers jours) et le stade « femelle » (7e jour et suivants), on décrit donc un stade « asexué » (le 6e jour), pendant lequel les anthères sont déjà vides, mais le stigmate non encore réceptif.

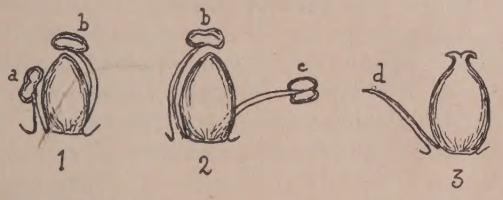


Fig. 1-3. — Figures semi-schématiques, montrant les diverses positions (*a*, *b*, *c*) des étamines pendant les périodes « mâle » (1-2) et « femelle » (3).

La fleur réalise ainsi un des exemples les plus remarquables de *protérandrie* et celle-ci constitue une première disposition propre à interdire toute pollination directe. Il s'y en ajoute d'autres, destinées à parfaire ou à mieux assurer cette interdiction. Tel le « rabattement » horizontal des filets, qu'accentue encore la perte définitive des anthères ; telle la position extrorse de l'anthère mûre surplombant l'ovaire, ce qui empêche le pollen de tomber sur celui-ci et de risquer d'y être conservé jusqu'au développement des stigmates. On ne peut oublier enfin la stérilité du pollen propre, non vérifiée, à ma connaissance, pour *Parnassia*, mais admise souvent comme générale dans les cas de ce genre (Errera et Gevaert). Bref l'espèce, non seulement ne se féconde pas directement, mais a même perdu la capacité de le faire (Braun-Blanquet).

A ces dispositifs en vue d'empêcher l'autogamie,s'ajoute une série d'« adaptations », propres à réaliser ou à favoriser la *pollination croisée par les insectes*.

L'« appareil vexillaire » d'abord — ou « appareil d'affichage » — est raffiné :

1° La fleur attire les insectes de loin, par les têtes brillantes de ses staminodes, qui leur promettent un nectar abondant ; mais celui-ci n'est que simulé (« Tauschblumen») et le visiteur déçu ne trouve rien (Wéry, Massart) ou trouve moins qu'on ne lui a promis. Il n'en a pas moins visité la fleur et provoqué ainsi le croisement.

2 Les pétales ont des veinules — ou « nectarosèmes » — qui guident l'insecte vers les faux nectaires. (WÉRY).

3° La blancheur des pétales attire, elle aussi, les visiteurs, d'après SPRENGEL qui croit que la fleur est pollinée de nuit.

Les insectes les plus « malins » ne se laissent guère prendre au piège des faux nectaires ; aussi la fleur est-elle organisée pour recevoir principalement des visiteurs plus bornés ; c'est une « fleur à Diptères ». Leur « terrain d'atterrissage » le plus commode sera le milieu de la fleur, au-dessus de l'ovaire. Or c'est précisément là que l'allongement successif de chaque filet va porter l'anthère mûre (fig. 1, 2) et, comme celle-ci est alors extrorse, le pollen émis sera en contact avec l'abdomen de la mouche posée ; celle-ci n'a qu'à pivoter sur elle-même pour explorer les cinq staminodes, l'un après l'autre, à l'aide de ses mandibules. Dans les fleurs âgées, c'est au contraire le stigmate qui occupera la place de l'anthère (fig. 3) et recevra le pollen accroché à l'abdomen et récolté dans les fleurs jeunes.

Mais la fleur est aussi adaptée à recevoir utilement les insectes qui l'aborderaient, non par son milieu, mais par son pourtour ; ces derniers doivent en effet franchir les bras des staminodes et, une fois en position pour atteindre les nectaires, ils risquent fort de heurter le filet de l'étamine surplombante qui... leur déversera du pollen sur le corps : adaptation secondaire « remarquable » qui, comme les précédentes, aboutit au croisement. (KERNER-HANSEN).

Enfin le caractère *successif* du mouvement staminal traduit une dernière série de perfectionnements en faveur du croisement. Il prolonge la durée de récolte de pollen pour chaque fleur et augmente sa chance d'être visitée ; si toutes les étamines étaient mûres en même temps, il y aurait, à un moment donné, moins de fleurs propres à une visite utile (SPRENGEL, MÜLLER) et, s'il pleut à ce moment, tout le pollen de la fleur sera perdu ; celle-ci, à la fois économe et prévoyante, ne risque donc sa provision que peu à peu (WÉRY). Mieux encore : Comme il n'y a que peu de pollen exposé à la fois, et à un endroit plus indiqué pour le corps et les pattes que pour la tête, l'insecte est incité à le négliger comme nourriture et à se contenter du nectar. (MÜLLER).

Ainsi donc, grâce à une longue série d'adaptations de tout genre, la pollination directe est rendue impossible et le croisement par les insectes absolument nécessaire.

On sait comment ces conclusions s'intègrent dans l'ensemble des thèses Darwiniennes et s'expliquent par elles : La nature *tend à éviter l'autofécondation*, dont les résultats, pour la plante, sont moins favorables que ceux du croisement. Les fleurs sont donc adaptées au croisement — et donc aux insectes qui le réalisent — grâce à une série de dispositions morphologiques ou physiologiques. Une fois apparues, celles-ci se maintiennent et se renforcent au cours des générations successives *parce qu'*elles sont utiles et grâce à la *sélection naturelle*.

Le but de ce travail n'est pas de discuter cette interprétation en détail et dans son ensemble, mais d'apporter, par l'observation et l'expérimentation, un certain nombre de faits nouveaux. Il y aura lieu ensuite de revenir sur les principaux points de l'argumentation ci-dessus.

II. Maturité et réceptivité du stigmate

Tous les auteurs affirment que les stigmates sont inexistants pendant la « période mâle » (1) et ne se développent qu'après l'écartement de la 5e anthère. Mais, en fait, l'on n'a jamais cherché à établir exactement de quand date la réceptivité stigmatique.

L'ovaire très jeune est partagé en quatre secteurs par des lignes verticales, qui se croisent à son sommet suivant les 4 nervures carpellaires médianes, et deviendront plus tard les lignes de déhiscence de la capsule. Dès que la fleur est ouverte, la loupe montre, à leur point de croisement, une faible dépression qui se prolonge en profondeur par un canal étroit, communiquant avec la cavité ovarique. La présence de cette cavité est connue depuis longtemps (2) et le microscope faible permet de discerner, de l'extérieur, à travers elle, les ovules en formation ; il y a donc ici une sorte de « gymnospermie », analogue à celle que l'on décrit chez le Réséda. Ce sont les quatre bords de la dépression qui, un peu plus tard, se soulèveront et s'élargiront en quatre stigmates.

Dès le 3e ou le 4e jour de la floraison, la loupe montre que la surface qui borde de près la dépression apicale est moins lisse qu'ailleurs et qu'elle est régulièrement ponctuée de grains de pollen ; d'autres grains se retrouvent, au même stade et en assez grand nombre, dans les creux du voisinage (base des filets ou des staminodes, etc.).

La figure 4 (p. 188) donne le profil exact du sommet de l'ovaire au moment où la 5e anthère le surplombe (5e jour de floraison, « période mâle »). Le stigmate y est délimité et différencié sur une surface assez étendue, qui occupe tout le sommet et se prolonge dans le « canal stylaire ». Des cellules à papilles sont formées ; de nombreux grains de pollen y sont accrochés et y ont germé. L'image microscopique n'est guère différente au 4e jour : la surface stigmatique est un peu moins étendue, les papilles un peu moins hautes, les grains de pollen un peu moins nombreux.

La même observation étant réalisée au « stade femelle » (stigmates étalés, 7e ou 8e jour), l'aspect microscopique du stigmate ne diffère essentiellement du précédent que par le *degré* de sa différenciation : les papilles sont deux ou trois fois plus élevées. Dans les cas observés, la proportion des grains de pollen accrochés au stigmate ne m'a guère paru supérieur, par unité de surface, à ce qu'elle est au 5e jour de floraison (fig. 4).

Tirons de ceci une première conclusion : il faut faire remonter au moins jusqu'au 4e jour de la floraison — donc en pleine « période mâle » — le début de la différenciation et de la réceptivité des stigmates. La période dite « femelle » corres-

(1) « Noch nicht *die geringste Spur* von einem Stigma », écrit Sprengel d'une fleur au 4e jour de floraison.

(2) « *Parnassia* sub florescentia hiat, dein clauditur » (Linné, *Philos. Bot.* éd, 1841, p. 129). Voir aussi Wydler, 1844, p. 756.

pond seulement à une période d'étalement et d'élargissement. Du point de vue fonctionnel, ces deux périodes, au lieu d'être séparées dans le temps, comme l'admettent tous les auteurs, chevauchent au contraire l'une sur l'autre. La période « asexuée » *n'existe pas* ! Dès lors, la protérandrie de l'espèce perd complètement ce caractère accentué et absolu que tout le monde lui reconnaissait et qui excluait radicalement toute pollination directe.

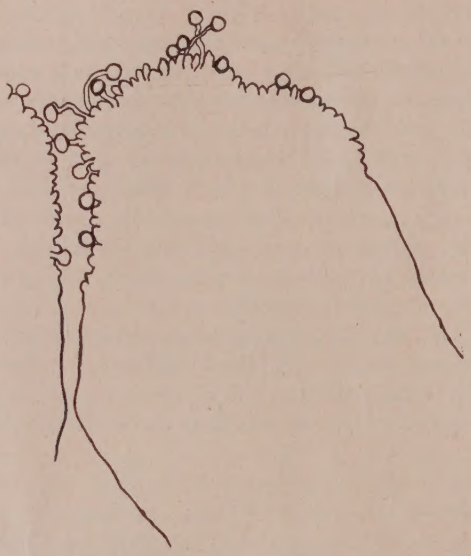


Fig. 4. — Sommet de l'ovaire, le 5e jour après l'ouverture de la fleur (période *dite* « mâle ») : surface stigmatique délimitée et différenciée, occupée par du pollen ; nombreux grains germés. A gauche, le « canal stylaire » communiquant avec la cavité ovarique. Fleur « normale », cueillie en prairie. (Obj. Koristka nº 3 × Oc. comp. 4 ; dessin à la chambre claire, au niveau de la table, réduit d'1/3 par la reproduction).

On a trouvé parfois — notamment sur des tiges florales coupées et conservées en chambre — quelques fleurs exceptionnellement homogames, parce que *non protérandres*, et dépourvues, en outre, de mouvements staminaux ou avec mouvements irréguliers (Knuth 1898, Francé 1909; cf. aussi Troll 1922 et Porsch 1924, p. 407) (1) . Mais les conclusions ci-dessus ont une tout autre portée, car elles ont été établies au contraire pour des fleurs normales, observées *in situ*, pour celles dont la protérandrie est décrite comme accentuée et parfaite et qui, pour tous les auteurs, sont *nécessairement* hétérogames.

(1) J'ai fait moi-même, sur des fleurs coupées, des observations analogues. Le plus souvent le mouvement normal a lieu, mais l'allongement du filet est avancé et, surtout, son rabattement vers l'extérieur est, au contraire, retardé ou supprimé ; d'où la présence simultanée, au-dessus de l'ovaire, de deux ou même de trois anthères en déhiscence.

III. Pollination directe et croisée pendant la « période mâle ». Rôle des insectes visiteurs.

Pendant une partie de la « période mâle », le stigmate est donc, non seulement réceptif, mais occupé normalement par du pollen. Est-ce là, en tout ou en partie, de l' « auto-pollen » et comment est-il amené en cet endroit ?

1. Il est certain d'abord que, l'anthère mûre surplombant l'ovaire, sa position extrorse n'empêche nullement *du* pollen d'atteindre le sommet du gynécée. Sans doute n'y peut-il tomber en grande masse, comme cela se passerait si la fente de déhiscence s'ouvrait sur la face inférieure. Mais une certaine quantité en est toujours déversée sur les flancs de l'ovaire et le moindre souffle de vent, qui agite alors ou fait osciller la fleur au sommet de sa hampe flexible, doit *nécessairement* entrainer latéralement un certain nombre de grains sur le sommet déjà réceptif. L'observation prolongée et répétée confirme, sur ce point, ce que la structure de la fleur permet déjà de prévoir.

2. Un second point concerne les visites d'insectes. Elles sont nombreuses et variées et, comme tous les auteurs, j'ai vu beaucoup de Diptères. Je reviendrai sur ceux-ci. Mais on a complètement négligé ou méconnu l'action d'insectes plus petits, installés à demeure sur la fleur, principalement de petits Thysanoptères (1). Il est peu de fleurs ouvertes, surtout par temps chaud, qui n'en porte, à la fois, un certain nombre. Longs de 1 mm. à peine et très étroits, de ton rose-saumon, ils sont à peine visibles à l'œil nu. La loupe les montre se déplaçant sans arrêt sur toutes les pièces florales. Ils fréquentent assidûment les anthères, sans doute pour se nourrir de pollen et, tout encombrés de celui-ci, circulent ensuite de-ci de-là; on les voit souvent immobiles dans la fente qui sépare deux loges polliniques. Il est clair — et il est facile de vérifier — qu'en passant de l'anthère débordante de pollen à la pointe de l'ovaire qu'elle surplombe, l'insecte entraîne du pollen jusqu'à la surface réceptive et l'y abandonne en partie.

Par temps orageux, les fleurs reçoivent aussi beaucoup de *Physopus atra* De Geer — les vulgaires « bêtes d'orage » — qui y réalisent les mêmes effets que les autres Thysanoptères et à peu près de la même façon.

Bien entendu, ces insectes peuvent aussi passer d'une fleur à l'autre et provoquer ainsi le croisement, mais le fait qu'ils séjournent presque toujours un certain temps sur la même fleur implique évidemment une réalisation bien plus fréquente de la pollination directe.

Bien entendu aussi, la fleur est visitée ainsi aussitôt qu'ouverte, alors que la

(1) Aucun insecte de cette classe n'est mentionné dans les trois listes de « visiteurs », publiées pour *Parnassia palustris* (Müller, 1873 ; Mac Leod, 1891 ; Knuth, 1898). Les espèces belges sont très mal connues et je n'ai pu déterminer exactement celle qui fréquentait surtout la fleur.

pollination directe ne sera normalement réalisée que pendant les derniers jours de l'anthèse, le stigmate n'étant point réceptif auparavant. Mais, en réalité, la période favorable à l'autogamie est un peu plus longue pour deux raisons :

1° Du pollen, amené sur le sommet non réceptif de l'ovaire, pendant les trois premiers jours de la floraison, peut s'y conserver *en bon état* pendant les deux derniers, et même pendant une grande partie, au moins, de la période femelle, les stigmates étant largement étalés. J'ai vérifié microscopiquement ce point, tant pour du pollen prélevé et conservé pendant dix jours au laboratoire que pour celui qui était resté sur la fleur (mise à l'abri des visites des gros insectes) cinq à six jours après déhiscence de l'anthère.

2° Du pollen peut être conservé, *en petite quantité* et pendant plusieurs jours, dans les dernières anthères ouvertes après rabattement de leur filet ; et ces anthères ouvertes sont visitées comme les autres par les Thysanoptères dont j'ai parlé plus haut. Si généralement l'anthère est vide ou presque vide après le dernier mouvement staminal, c'est surtout à cause des gros Diptères qui, à chaque visite, font basculer et osciller l'anthère sur le filet ; sur une plante mise à l'abri de ces visiteurs un peu brutaux, l'anthère reste chargée de pollen plusieurs jours après sa déhiscence. Sans leur intervention, le pollen resterait donc en assez grande quantité à la disposition de la fleur pendant toute la période d'étalement des stigmates.

Ainsi donc, la surface précocement réceptive du stigmate peut recevoir — et reçoit effectivement — une certaine quantité d'« autopollen » au cours de la période « mâle », et cette pollination est réalisée surtout par des insectes de petite taille, hôtes assidus, nombreux et *habituels* de la fleur.

Quant aux visites de mouches — petites ou grosses —, mes observations confirment, sur le principal, celles des auteurs : dès qu'il est d'assez grande taille, l'insecte se tient généralement au milieu de la fleur ; soit sur l'anthère surplombante, soit sur l'ovaire avec stigmates étalés. Il est certain que l'abdomen de l'animal doit, dans la première situation, accrocher du pollen et, dans la seconde, en abandonner sur les stigmates. Comme la surface réceptive est alors bien plus étendue que pendant la période « mâle », la pollination croisée sera évidemment, en tant que pollination, plus abondante et plus efficace que la pollination directe réalisée un peu plus tôt.

IV. Recherches expérimentales
Résultats des pollinations croisée et directe.

A. *INTRODUCTION.*

Les résultats exposés dans les deux précédents chapitres étant acquis, il fallait rechercher si la pollination directe, réalisée partiellement en nature, aboutit, en fait, à la fécondation, ou si les graines qui remplissent la capsule mûre ne provien-

nent que de la pollination croisée, effectuée par après par les insectes. Dans le premier cas, il fallait rechercher en outre, — avec la méthode la plus rigoureuse possible, — quels étaient les mérites respectifs et comparés de l'autogamie et du croisement, en ce qui concerne : le délai de maturité du fruit, le nombre, le poids et la dimension des graines obtenues, leurs facultés germinatives, leur délai de germination. Puisqu'une capsule recueillie en nature *peut* contenir des graines de l'une et de l'autre origine, et que rien ne permettra de les y distinguer, l'expérimentation seule pouvait répondre à ces diverses questions et chacune d'elles devait être abordée séparément. Il fallait donc réaliser, artificiellement ou non, des pollinations directes de fleurs mises à l'abri de tout croisement et, inversément, des croisements où toute autogamie serait exclue. Et il fallait aussi comparer les résultats à ceux obtenus sans aucune intervention.

B. *MÉTHODES.*

1. *Conditions générales.* L'expérimentation proprement dite a porté sur près de 70 fleurs. Elle n'a été poursuivie que pour une cinquantaine d'entre elles, diverses circonstances m'ayant, soit empêché de suivre les autres au moment opportun, soit forcé d'en détruire pour éviter une influence possible sur une fleur trop proche. Chaque fleur a reçu, dès le premier jour, son nº d'ordre et sa fiche (1). La plupart des plantes ont été transplantées au préalable, toujours avec un large et profond « carré » de gazon, de la prairie où elles poussaient en grand nombre. Les carrés de gazon étaient alors, soit encastrés, à une certaine distance l'un de l'autre, dans une prairie de situation et d'humidité à peu près équivalente, mais mieux accessible à l'expérimentation et aux examens prolongés et répétés (Nos 1 à 7 et 24 à 30), soit mis en pot et conservés en serre ou en plein air (Nos 8 à 23 et 50 à 52). D'autres plantes ont été maintenues *in situ* (Nos 31 à 45 et 47 à 49). La transplantation fut bien supportée ; les expériences dont les résultats devaient être comparés étaient d'ailleurs réalisées, chaque fois, sur des individus placés dans les mêmes conditions.

On sait que chaque plante de Parnassie peut porter plusieurs fleurs et, dans chaque « carré » de gazon transplanté, il était difficile, sans risquer de blesser la plante, de vérifier s'il y avait ou non plusieurs individus, et auquel appartenait chaque fleur. Pour écarter tout inconvénient de ce chef (risques de geitonogamie), les croisements n'étaient réalisés qu'entre fleurs éloignées (2).

---

(1) Dans le but de simplifier les tableaux des résultats, j'ai modifié plus tard cette numérotation, de façon à en exclure les fleurs dont l'expérimentation n'avait pas été poursuivie. Voir la note ci-dessous.

(2) Pour permettre le contrôle éventuel de ce point par le lecteur, je groupe ici séparément (entre 2 traits) les fleurs appartenant au même « plant », et qui donc *pouvaient* appartenir au même individu : Nos 2 à 6 (3 fleurs non numérotées) — 8 à 12, — 14 et 15, — 16 à 18, — 19 à 22 (7 fleurs non numérotées), — 24 à 29 (3 fleurs non numérotées). Les nos 1, 7, 13, 23, 30 à 45 et 47 à 52 appartenaient tous à des individus distincts. Pour le Nº 46, voir p. 201, note (3).

2. La *pollination directe* a été réalisée de trois façons différentes. Dans une première série, le pollen était artificiellement déposé sur le stigmate dès l'étalement (complet ou partiel) de celui-ci, entre le 5e et le 7e jour de la floraison, aux dépens d'une des dernières étamines encore attachées à la fleur (Nos 1, 13, 17, 19, 20, 30). Dans une seconde série, la pollination était en outre renouvelée artificiellement peu de temps après, — les stigmates étant alors plus étalés, — avec une anthère prélevée sur la fleur et conservée à sec (Nos 4, 7, 8, 23). Dans une troisième série, la fleur était laissée à elle-même, rien n'étant fait pour provoquer ou faciliter la chute du pollen (Nos 2, 14, 18, 29, 47 à 52). Dans les trois séries, la fleur était mise à l'abri de toute visite d'insecte, par un capuchon isolant de gaze, soutenu autour et au dessus d'elle par un cercle de métal et ne la touchant donc pas.

3. Les *croisements* ont comporté deux séries. Dans l'une, le pollen étranger était artificiellement déposé sur le stigmate étalé, par simple frottement de l'anthère débordante, la fleur étant ensuite éventuellement isolée par un capuchon de gaze (Nos 3, 21, 27, 28). Dans l'autre, le croisement était réalisé par les insectes, aucun obstacle n'étant mis à leurs visites (Nos 9, et 31 à 45). Dans les deux séries, toute pollination directe était exclue, les anthères étant détachées au sommet du filet et détruites avant leur maturité (1).

4. *Fruits et graines.* Les fleurs étaient examinées chaque jour, deux ou trois fois en moyenne, et les particularités de développement de chacune étaient notées au jour le jour (2). Les fruits, recueillis lors de la déhiscence, étaient conservés séparément en boîte et toutes les graines comptées ensuite (3), afin de déterminer la proportion, pour chaque capsule, de graines normales et d'ovules avortés. L'enregistrement de ces résultats a été fort laborieux. Les graines sont très petites, très nombreuses (de 300 à 1500 par capsule !), et il y a une assez forte proportion d'ovules avortés dans les fruits normaux recueillis en prairie comme dans les autres. Aussi les chiffres ne sont valables que si l'intérieur de la capsule est soigneusement raclé, afin de recueillir tous les ovules qui, après avortement, restent attachés aux placentas. Notons, en compensation, que la valeur des moyennes obtenues est renforcée par le nombre élevé des numérations faites : celles-ci ont porté sur près de 23.000 graines !

A la loupe, les graines normales et bien venues se distinguent assez aisément des autres, l'embryon droit étant visible par transparence sous le tégument externe, lâche et plissé (« testa»).

---

(1) L'amputation des anthères n'empêche pas le double mouvement des 5 filets de se poursuivre jusqu'au bout, conformément aux observations de Francé (1909) et de Troll (1922) ; mais je n'ai pas constaté la « perte de coordination » des mouvements, signalée par ces auteurs.

(2) Le brunissement des stigmates se manifeste entre le 10e et le14e jour de la floraison (4 à 8 jours après la pollination).

(3) Sur plaque de verre à fond noir et généralement à la loupe.

C. *RÉSULTATS.*

§ 1. Nombre de graines.

Les trois tableaux suivants résument les résultats obtenus principalement sur ce point. Quelques fleurs n'y figurent pas, pour des motifs secondaires, justifiés en note (1).

TABLEAU I

Nombre de graines après pollination croisée

Numéro de la fleur (♀)	Anthères amputées le	POLLINATION CROISÉE	réalisée le (2)	Capsule recueillie le	Nombre total d'ovules	Nombre d'ovules avortés	% d'avortements	Délai de maturité du fruit
3	4/9/34	1° artificielle	11/9/34	4/10/34	542	280	51 %	23 jours
21	9/9/34	id.	13/9/34	12/10/34	1.001	658	65 %	29 »
27	9/9/34	id.	15/9/34	11/10/34	1.454	806	55 %	26 »
28	9/9/34	id.	15/9/34	13/10/34	1.218	989	81 %	28 »
	Totaux et moyenne				4.215	2.733	64 %	26 jours
9	11/9/34	2° naturelle (par insectes)	— (2)	16/10/34	929	479	51 %	
31	15/9/34	id.	—	18/10/34	358	219	61 %	
32	15/9/34	id.	—	18/10/34	287	168	58 %	
33	15/9/34	id.	—	18/10/34	1.065	891	83 %	
34	15/9/34	id.	—	18/10/34	331	256	77 %	
35	15/9/34	id.	—	18/10/34	—	—	± 66 %	(3)
38	15/9/34	id.	—	10-18/10/34	—	—	[100 %]	(4)
39	15/9/34	id.	—	10-18/10/34	—	—	[100 %]	
40	15/9/34	id.	—	10-18/10/34	—	—	[100 %]	
41	15/9/34	id.	—	10-18/10/34	—	—	[100 %]	
42	15/9/34	id.	—	10-18/10/34	—	—	[100 %]	
43	15/9/34	id.	—	10-18/10/34	—	—	[100 %]	
44	15/9/34	id.	—	27/10/34	—	—	[100 %]	
45	15/9/34	id.	—	27/10/34	—	—	[100 %]	
	Totaux et moyenne (4)				2.990	2.013	67 %	
	Totaux et moyenne pour les deux séries				7.205	4.746	65 %	

(1) Les N^os^ 2, 7, 47 et 49 ont eu leur tige florale brisée accidentellement ; les N^os^ 10, 11 et 16 sont des fleurs « normales » dont les capsules, rassemblées par mégarde dans la même boîte, n'ont pu servir au dénombrement exact ; les fleurs N^os^ 17 et 18 (en pot), maintenues par oubli en serre, dans une demi-obscurité, ont été envahies par des moisissures ; la fleur N° 22 a été utilisée comme fleur ♂ pour le croisement avec le N° 9.

(2). (3). (4). Voir ces notes au bas de la page 195.

TABLEAU II

Nombre de graines après pollination directe

N° de la fleur	POLLINATION DIRECTE				Capsule recueillie le	Nombre total d'ovules	Nombre d'ovules avortés	% d'avortements	Délai de maturité du fruit
		réalisée le	renouvelée le	jour de la floraison					
1	1° artificielle	29/8/34	—	5e jour	4/10/34	—	—	[100 %] (1)	
13	id.	4/9/34	—	7e »	29/9/34	676	423	62 %	25 jours.
19	id.	9/9/34	—	5e »	10/10/34	970	436	44 %	31 »
20	id.	11/9/34	—	6e »	12/10/34	905	682	75 %	31 »
30	id.	9/9/34	—	5e »	7/10/34	637	518	81 %	28 »
Totaux et moyenne :						3.188	2.059	64 %	
4	2° artific. renouvel.	10/9/34	12/9/34	6e et 8e jour	7/10/34	467	196	41 %	27 »
8	id.	30/8/34	1 et 4/9/34	6e, 8e et 11e »	22/9/34	765	291	38 %	22 »
23	id.	11/9/34	13/9/34	6e et 8e jour	7/10/34	1.362	328	24 %	26 »
Totaux et moyenne :						2.594	815	31 %	27 jours.
14	3° naturelle	—	—	—	29/9/34	—	—	[100 %] (1)	
29	id.	—	—	—	13/10/34	860	748	86 %	
48	id.	—	—	—	16/9/35	—	—	[100 %] (1)	
50	id.	—	—	—	20/9/35	891	840	94 %	
51	id.	—	—	—	30/9/35	420	382	90 %	
52	id.	—	—	—	30/9/35	588	403	68 %	
Totaux et moyenne :						2.759	2.373	86 %	

(1) Les fruits *entièrement* avortés n'interviennent pas dans le calcul du % moyen. Voir p. 197.

TABLEAU III

NOMBRE DE GRAINES DANS LES FLEURS « NORMALES » (1)

Numéro de la fleur	Capsule recueillie le	Nombre total d'ovules	Nombre d'ovules avortés	Pourcentage d'avortements
5	13/10/34	488	477	97 %
6	2/ 9/34	873	361	41 %
12	30/ 9/34	805	790	98 %
24	4/10/34	1.200	264	22 %
25	4/10/34	745	336	45 %
26	13/10/34	941	862	91 %
36	18/10/34	438	263	60 %
37	18/10/34	691	302	43 %
53	16/ 9/35	879	409	46 %
Totaux et moyenne :		7.060	4.064	57 %

Commentaires.

Il y a plusieurs conclusions à tirer de ces trois tableaux et de leur confrontation. La proportion moyenne des graines avortées est donc :

Catégorie A. Pollination croisée artificielle (8e ou 9e jour) : 64 %
Catégorie B. Pollination croisée naturelle (par insectes) : 67 %
Catégorie C. Pollination directe artificielle (5e à 7e jour) : 64 %
Catégorie D. Pollination directe renouvelée (6e, 8e et 11e jour) : 31 %
Catégorie E. Pollination directe naturelle : 86 %
Catégorie F. Fleurs « normales » : 57 %

Dans quelle mesure pouvons-nous confronter et comparer ces chiffres ?

Les résultats dépendent essentiellement de trois facteurs : 1° le transport effectif et suffisant du pollen par l'agent pollinateur ; 2° la capacité des stigmates à le recevoir et à le retenir en quantité suffisante, et donc le degré d'étalement et de différenciation de ces organes ; 3° la capacité de la plante à former des graines

(1) Rappelons qu'il s'agit de fleurs n'ayant été soumises à aucun isolement et à aucune intervention.

(2) [p, 193] Le jour exact de la floraison n'est pas mentionné, comme dans le Tableau II, parce que les anthères étant enlevées, le mouvement persistant des filets amputés n'est plus un repère suffisamment sûr. Mais la pollination artificielle est toujours réalisée en « période femelle », sur des stigmates largement étalés (8e ou 9e jour). Quant à la pollination par les insectes, les visites de Diptères se prolongent évidemment tant que la fleur est ouverte mais, ici encore, le dépôt de pollen s'effectue principalement pendant la période d'étalement complet des stigmates (8e jour et jours suivants).

(3) Le fruit n° 35 n'étant pas arrivé à maturité complète, la différence de taille et d'aspect, entre les ovules avortés et les autres, était assez faible et n'a permis qu'une évaluation approximative : environ deux ovules avortés sur trois.

(4) Les fruits *entièrement* avortés n'interviennent pas dans le calcul du % moyen. Voir p. 197.

normales avec le pollen fourni, et donc les qualités, à ce point de vue, du pollen lui-même. Pour juger de ce 3e point — sujet principal de ce paragraphe — il faut donc tenir compte des variantes que peuvent entraîner les deux autres, voire même les écarter dans la mesure du possible.

1. Les deux premiers chiffres impliquent une pollination *croisée* réalisée principalement *au même stade* de la floraison, à savoir quand les stigmates, largement étalés, ont atteint leur surface et leur différenciation maxima. La capacité foncière de la plante vis-à-vis du pollen étranger pouvant être présumée la même dans les deux cas, les résultats presque semblables (64 et 67 %) démontrent donc que l'insecte a bien rempli son rôle d'agent pollinateur et que la *quantité* de pollen retenu n'a pas manqué. En outre, ces deux chiffres sont comparables et nous pouvons, dans un but de simplification, en tirer une moyenne unique, qui sera de 65 % (4.746 graines avortées sur 7.205 ovules).

2. Avec lequel des trois chiffres suivants, relatifs à la pollination *directe*, pouvons-nous maintenant comparer ce résultat global des pollinations croisées ?

a) La catégorie E (pollination directe naturelle) est gravement désavantagée quant aux 1er et 2e points indiqués ci-dessus, car rien n'est fait pour corriger l'inconvénient de la protérandrie : l'anthère mûre ne surplombe qu'un stigmate imparfaitement developpé et le capuchon isolant interdit les visites d'insectes et contrarie en outre le transport du pollen, par le vent, de l'étamine au stigmate de la même fleur ; la *quantité* d'auto-pollen, fourni en temps utile, est donc faible et le pourcentage réduit de graines normales est, *de ce fait*, inévitable. Mais cela ne permet aucune conclusion — dans aucun sens — quant à la *valeur fécondante* de l'auto-pollen.

b) La catégorie C (pollination directe artificielle) est comparable aux catégories A et B quant au premier point (transport effectif et suffisant du pollen) ; mais elle est encore désavantagée quant au 2e point. En effet, et à l'exception de la fleur no 13 (7e jour), la pollination est effectuée à un stade où l'étalement et la différenciation des stigmates sont encore très imparfaits (5e et 6e jour), et une partie importante de la surface stigmatique définitive est donc privée de pollen, contrairement à ce qui se réalise pour les croisements. Si toutes les autres conditions étaient égales, le résultat devrait donc, dans la catégorie C, être inférieur à ce qu'il est dans les catégories A et B. Or il est pratiquement le même (64 %). D'où il faut conclure que la valeur du troisième facteur y est plus élevée : les choses se passent comme si l'auto-pollen était supérieur au pollen étranger au point de vue du nombre de graines normales à obtenir. La comparaison est plus frappante encore si l'on s'en tient aux catégories A et C (pollination artificielle dans les deux cas), dont le pourcentage est identique (64 %) ; or la pollination est du 8e au 9e jour dans le premier cas (donc au moment le plus favorable pour les stigmates), du 7e, 6e et surtout 5e dans le second.

c) Cette conclusion se confirme par la comparaison entre le résultat des croisements et celui de la catégorie D (pollination directe artificielle renouvelée). Le

renouvellement est réalisé le 8e jour (une fois aussi le 11e), donc au stade le plus favorable pour les stigmates, comme pour les croisements (catégorie A) ; ce facteur est donc égal dans les deux catégories. Or les résultats sont très nettement en faveur de l'autogamie : le pourcentage de graines obtenues est plus que doublé (31 % d'ovules avortés contre 64 %) ! On ne peut faire valoir que fort secondairement une *quantité utile* plus considérable de pollen fourni, grâce au renouvellement, puisque, dans la catégorie A, les stigmates étalés en sont déjà *entièrement couverts*.

d) Ces conclusions acquises nous permettent de revenir à la catégorie C et confirment que le pourcentage relativement faible de graines obtenues n'y est point dû à la « valeur fécondante » inférieure de l'auto-pollen, mais aux deux autres facteurs (*quantité* insuffisante de pollen transporté et *surface* réceptive réduite). On n'oubliera pas, d'autre part, le nombre considérable d'ovules par capsule, et le *pourcentage* ne doit pas faire illusion sur le résultat *effectif* : 14 % de bonnes graines signifie, en fait, que, sur une superficie qui représente peut-être le 5e ou le 10e de son étendue normale et complète (1), *plus de* 100 *tubes polliniques* sont parvenus à atteindre et à féconder des ovules qui, tous, ont poursuivi jusqu'au bout leur évolution en graines. *Tout considéré*, ce résultat est déjà remarquable. Ajoutons qu'un pourcentage de graines atteignant à peu près la moitié de celui que donnent les croisements, et obtenu avec une surface réceptive 5 ou 10 fois plus petite, implique, de toute évidence, une supériorité de la valeur fécondante du pollen.

3. Enfin le résultat des fleurs « normales », légèrement supérieur à celui des fleurs strictement hétérogames (57 % d'avortements contre 65 %), semble bien s'expliquer par la présence d'une certaine proportion de graines d'origine autogame dans les capsules recueillies en nature. Il confirme, à la fois, les résultats de la catégorie E et les observations développées au chapitre II.

Je n'ai pas tenu compte, dans ces comparaisons, des fruits entièrement avortés, parce que la cause réelle de l'avortement *complet* est suspecte et, en tout cas, difficile à connaître ; pour plusieurs capsules, on pouvait la supposer postérieure à la fécondation. Mais, comme ces fruits sont plus nombreux dans la série « hétérogame » que dans la série « autogame » (8 contre 3), leur considération ne pourrait que renforcer les résultats précédents.

Au total, la confrontation de ces trois tableaux indique une *supériorité du pollen propre vis-à-vis du pollen étranger*, au point de vue du nombre de graines normales recueillies. (2)

---

(1) Préciser n'est guère possible puisque la pollination ne s'effectue pas, dans cette catégorie, un jour donné.

(2) Il est prudent de ne pas vouloir *chiffrer* cette supériorité et de n'attacher qu'une valeur relative au % moyen *exact* renseigné par les tableaux. Vu les variantes individuelles, des expériences plus nombreuses dans chaque catégorie auraient peut-être donné un chiffre moyen un peu différent. Mais il est certain qu'elles n'auraient pu modifier *le sens* des résultats.

§ 2. Délai de maturation du fruit.

La dernière colonne des tableaux I et II indique, sur ce point, un délai moyen de 26 jours pour le croisement et de 27 jours pour la pollination directe. Vu les variantes individuelles renseignées sur les mêmes tableaux, on peut tenir ces deux résultats pour équivalents. Mais ils le sont un peu plus encore qu'il ne paraît. Du côté autogame, en effet, le premier jour du délai est avancé, la pollination étant plus précoce dans la moitié des cas. Si, par le calcul, on écarte cette différence entre les deux lots, de façon à rendre la comparaison plus adéquate, (la fleur nº 13 étant éliminée parce que pollinée en période « femelle » et les fleurs des catégories B et E étant évidemment hors cause puisque la date exacte de la pollination n'y peut être précisée), le délai moyen est abaissé d'*un* jour (et une fraction) pour les fruits d'origine autogame. Il est donc exactement de 26 jours, comme pour les croisements.

Bref, *le délai moyen de maturité du fruit est le même dans les deux lots.*

§ 3. Dimensions de la graine et de l'embryon.

Le nombre très variable d'ovules par capsule (de 300 à 1500) et le poids infime de chaque graine (0,00003 gr. selon Braun-Blanquet !) rendait pratiquement impossible la comparaison des graines autogames et hétérogames à ce dernier point de vue. Mais on pouvait faire porter la comparaison sur les *dimensions* de la graine et sur celles de l'embryon, visible par transparence à travers le tégument externe. Ces mesures ont été faites au microscope et au micromètre oculaire (observation à sec). Un examen comparé, *en masse*, au microscope binoculaire de Greenough, m'avait donné préalablement une impression identique pour les deux catégories, en ce qui concernait l'aspect général, la forme et la structure de l'embryon comme de la graine.

Une première série de mesures portait sur 20 graines, prises au hasard : 10 autogames (capsule nº 8) et 10 « normales » (capsule recueillie en prairie). Elle donna les *moyennes* suivantes (en divisions micrométriques) (1) :

Longueur maximum de la graine : *normale* : 98,5 ; *autogame* : 103,4.
Largeur maximum de la graine : *normale* : 26,9 ; *autogame* : 27,8.
Diamètre maximum de l'embryon : *normal* : 18,9 ; *autogame* : 20,3.

Ces moyennes étaient légèrement en faveur de l'autogamie, mais trop peu nombreuses pour autoriser une conclusion. En outre, les dimensions maxima de la graine elle-même ne sont pas fort démonstratives, car elles varient avec l'état de plissement du testa. Une seconde série de mesures s'est donc limitée aux dimensions de l'embryon, renseignant mieux sur le résultat de la fécondation ; elle a porté

(1) Stufenmikr. Ok. nº 2 (Leitz) ; Obj. 25 mm. (Greenough-Leitz).

sur 60 graines et 6 capsules, trois d'entre elles étant issues de pollination directe (poll. dir. naturelle : 1 ; poll. dir. artif. : 1 ; poll. dir. renouvelée: 1) et les trois autres de croisement (crois. artificiel : 1 ; crois. par insectes : 2). Dans chaque catégorie, la capsule était choisie au hasard, avant toute mesure (1). Les graines rabougries ou mal venues — en proportion égale dans chaque lot d'ailleurs — étaient écartées en principe ; sous cette réserve, elles étaient évidemment prises au hasard. Je reproduis ici le tableau complet des mesures, dont nous aurons à tirer quelques commentaires.

TABLEAU IV

DIMENSIONS DE L'EMBRYON (mesures en μ) (2)

	Pollination directe			Pollination croisée		
	Capsule n° 4	Capsule n° 13	Capsule n° 29	Capsule n° 3	Capsule n° 9	Capsule n° 31
	340 × 1.100	320 × 680	360 × 1.100	260 × 800	280 × 760	200 × 600
	360 × 1.060	260 × 700	320 × 1.000	300 × 840	280 × 880	180 × 600
	300 × 900	300 × 800	440 × 1.000	260 × 820	300 × 740	160 × 640
	320 × 960	300 × 700	360 × 1.000	240 × 700	240 × 820	160 × 700
	320 × 920	260 × 820	320 × 900	300 × 800	260 × 700	240 × 720
	320 × 900	260 × 800	300 × 880	280 × 760	300 × 720	280 × 760
	360 × 1.000	320 × 760	340 × 1.040	280 × 920	300 × 800	200 × 720
	300 × 960	280 × 800	320 × 960	240 × 800	280 × 780	200 × 600
	340 × 1.000	340 × 840	300 × 1.120	300 × 960	260 × 800	220 × 700
	280 × 960	280 × 800	300 × 1.000	320 × 900	280 × 720	200 × 720
Moyenne par capsule	324 × 976	292 × 770	336 × 1.000	278 × 830	278 × 772	204 × 676
	324 + 292 + 336 = 952 : 3 = 317 976 + 770 + 1.000 = 2.746 : 3=915			278 + 278 + 204 = 760 : 3 = 253 830 + 772 + 676 = 2.278 : 3 = 759		
Dimensions moyennes de l'embryon	issu de pollination directe : 317 μ × 915 μ issu de pollination croisée : 253 μ × 759 μ					
Différence en faveur de la pollination directe :				64 μ	156 μ	

Ces résultats sont nettement *favorables à l'autogamie*, et cela pour les deux dimensions. La différence moyenne est de 156 μ en plus pour la longueur et de 64 μ en plus pour le diamètre. Sans doute cela n'est point considérable et la précision apparente de ces deux chiffres est illusoire, puisque les mesures portaient sur des divisions micrométriques entières de 20 μ. Mais l'essentiel est de savoir *de quel*

(1) En fait, ce sont les premiers nos de chaque catégorie. (Voir Tableaux I et II, p. 193 et 194).

(2) « Stufenmikr. Ok. » n° 2 (Leitz) × Obj. 32 mm. (Greenough-Leitz). 1 div. micr. = 20 μ ; les nombres donnés sautent donc de 20 en 20 μ.

côté penche la balance et, surtout, jusqu'à quel point elle penche *régulièrement* du même côté. Or le détail des mesures est très démonstratif sur ce point : L'embryon d'origine hétérogame est inférieur, 28 *fois sur* 30 pour la longueur et 29 *fois sur* 30 pour le diamètre, aux moyennes correspondantes pour l'autogamie (915 × 317 μ) (1). D'autre part, l'embryon d'origine autogame est supérieur, 27 *fois sur* 30 pour la longueur et 30 *fois sur* 30 pour le diamètre, aux moyennes correspondantes pour l'hétérogamie (759 × 253 μ) (2) Cela renforce singulièrement la valeur de ces moyennes et la signification des résultats obtenus.

On remarquera d'ailleurs la constance relative des dimensions pour une capsule donnée ; il est certain que la moyenne eut été à peu près identique si la mesure avait porté sur 30 ou 50 graines par capsule, plutôt que sur 10. L'écart entre les capsules est plus considérable. Relevons aussi que les chiffres les plus élevés proviennent de la capsule autogame n° 29, où la pollination directe était réalisée sans intervention aucune, et qui avait donné nécessairement, de ce fait, un pourcentage minimum de graines (cf. Tableau II, p. 194). Mais peut-être n'est-ce là qu'une coïncidence.

§ 4. Facultés germinatives.

Il fallait ensuite comparer les facultés germinatives des graines obtenues par autogamie et par croisement. Les résultats obtenus sont bien moins complets que je ne l'aurais souhaité, vu la longueur considérable du délai de germination et le grand nombre de graines qui ne germent point du tout, aussi bien dans chacun des deux lots que parmi les graines « normales » (3). Ils suffisent cependant pour que leur signification ne soit guère douteuse.

La nécessité de surveiller à la loupe des graines aussi menues rendait nécessaires des semis en plaque de Petri. Les graines y furent semées sur de l'ouate stérile ou sur du papier filtre, humectés d'eau distillée. Les plaques étaient maintenues à la t° du laboratoire (± 17° C.), les unes à la lumière, d'autres dans une demi-obscurité, sans qu'une différence sensible se manifeste entre les deux cas. On verra que, sur un total de 370 graines semées, des séries entières sont restées stériles. La comparaison entre les 29 germinations obtenues est cependant valable parce que, dans chaque plaque, un nombre égal de graines était disposé pour chacun des deux lots ou des trois lots (autogame, hétérogame, normal) ; les conditions ont donc été toujours identiques pour chacun de ceux-ci. La plaque, en outre, était disposée de façon que l'éclairage et l'humidité soient équivalents pour les deux ou trois secteurs occupés par les lots différents.

---

(1) Exceptions pour l'hérétogamie : Longueur : une fois 920, une fois 960 ; diamètre : une fois 320.

(2) Exceptions pour l'autogamie : Longueur : une fois 680, deux fois 700 ; diamètre : aucune exception.

(3) Vaucher mentionne déjà, en 1841, qu'il n'a pu obtenir aucune germination des graines de cette espèce.

Dans chaque plaque, le semis de chacun des deux ou des trois lots était fai aux dépens de la même capsule, et les 10 ou les 20 graines y étaient choisies, en principe, parmi les plus grosses ; l'examen de chacune, à la loupe ou au microscope binoculaire, permettait ensuite de s'assurer de leur bon état de conservation et de remplacer celles qui auraient apparu défectueuses.

Lorsqu'une ou plusieurs graines avaient germé dans une plaque de Petri, celle-ci recevait un peu de solution nutritive (liquide de Knop). Néanmoins, l'étude comparative des plantules n'a pas été poursuivie, le but étant seulement d'établir quelles étaient les graines capables de germer normalement, et dans quel délai.

TABLEAU V

Germinations

N° de la plaque de Petri	Date du semis	N° de la capsule (1)	Caractère du lot	Nombre de graines semées	Nombre de graines germées	Dates de germination (2)
I	30/10/34	8	autogame	20	2	13/11 et 16/11/34.
	id.	9	hétérogame	20	0	
IV	15/2/35	8	autogame	20	12	22 et 23/3, 8, 15, 22, 23 et 29/4, 1/5
	id.	9	hétérogame	20	0	[(2 gr.), 5 et 10/5, 15/7/35.
V	15/2/35	4	autogame	20	1	22/7/35
	id.	3	hétérogame	20	1	13/4/35
VI	15/2/35	19	autogame	20	5	7/4, 6/5, 21/5, 12/7, 3(?)/11/35.
	id.	21	hétérogame	20	5	5/7, 9/7, 18/8, 11/10, 5(?)/11/35
	id.	6	« normal »	20	2	21/4, 23/4/35.
VII	15/2/35	23	autogame	20	0	
	id.	13	autogame	20	0	
	id.	27	hétérogame	20	1	16/7/35
	id.	31	hétérogame	20	0	

Ainsi, au total — exclusion faite des semis *entièrement* stériles (3) — , sur 120 graines de chaque lot, semées et conservées dans des conditions strictement égales, ont germé : 20 graines autogames contre 7 hétérogames. En même temps, sur 20 graines recueillies dans des capsules « normales », 2 seulement ont germé.

Ici encore, par conséquent, l'avantage est en faveur de l'autogamie.

(1) Ce n° est évidemment celui qui était attribué, dans les tableaux précédents (p. 193-195), à la fleur dont la capsule est utilisée.

(2) Ont encore germé, après le dépôt de ce mémoire : 1 graine de VI^{19} et 3 de VI^{21}.

(3) Mentionnons ici, pour être complet, les semis dont aucune graine n'a germé, dans aucun des lots :

Semis II (30/10/34) : capsules n° 4 (autogame) et n° 3 (hétérog.) : 20 graines de chaque lot.
Semis III (30/10/34) : capsules n° 19 (autogame) et n° 21 (hétérog.) : 20 graines de chaque lot.
Semis VIII (15/2/35) : capsules n°s 24, 36 et 46 (toutes normales) : 10 graines de chaque lot.
Le lot n° 46 est un lot « mélangé », provenant de plusieurs capsules recueillies en prairie.

§ 5. Délai de germination.

On peut tirer, du tableau précédent, quelques données sur le délai de germination à partir du semis.

A. Graines d'origine autogame :

Semis n° I^{8} : 14 et 17 jours.
Semis n° IV^{8} : 35, 36, 52, 59, 66, 67, 73, 75, 75, 79, 84 et 150 jours.
Semis n° V^{4} : 157 jours.
Semis n° VI^{19} : 51, 80, 95, 147 et 261 jours.

B. Graines d'origine hétérogame :

Semis n° V^{3} : 57 jours.
Semis n° V^{21} : 140, 144, 184, 238 et 286 jours.
Semis n° VII^{27}: 151 jours.

C. Graines d'origine normale :

Semis n° VI^{6} : 65 et 67 jours.

Ce tableau montre la durée très variable du délai, toutes conditions égales cependant : de 14 à 286 jours si l'on tient compte de tous les semis, de 35 à 150 jours — ou de 51 à 261 — pour une même capsule ! Aussi — quoique le délai minimum et les six premières germinations soient en faveur de l'autogamie, — l'établissement d'une moyenne et la comparaison des trois lots, à ce point de vue, ne serait guère valable, d'autant plus que le nombre des germinations obtenues dans les catégories B et C est beaucoup trop faible. On peut cependant dire — au minimum — que le délai moyen n'est certainement pas plus long pour les graines d'origine autogame que pour les autres et qu'il est probablement plus court.

D. *CONCLUSION.*

Il faut conclure, de ce chapitre IV :

1° Que l'espèce est auto-fertile.

2° Que les graines obtenues par pollination directe montrent des mérites *supérieurs* à ceux des graines obtenues par croisement, en ce qui concerne : le nombre de graines normales obtenues, — le nombre de graines capables de germer, — les dimensions des graines, — les dimensions de l'embryon.

3° qu'elles ont donné des résultats *au moins égaux*, sinon légèrement supérieurs, en ce qui concerne : le délai de germination de la graine et le délai de maturité du fruit.

Ainsi donc, *aucun* des termes des comparaisons faites jusqu'ici n'est favorable au croisement.

Il est évident que ces comparaisons pourraient être poussées plus loin, et l'on peut souhaiter de les voir étendues aux plantes et aux graines issues de F 1. Mais je me refuse à voir là une objection quant à la valeur ou à la signification des résultats expérimentaux déjà acquis. En ce qui concerne les germinations d'ailleurs, la Parnassie a donné jusqu'ici des résultats trop décevants pour qu'on puisse espérer un succès aisé dans cette voie et il semble plus indiqué de s'adresser, pour l'étude de plusieurs générations successives, à un matériel plus propice.

V. — Examen critique des « adaptations » au croisement.

Indépendamment de l'intérêt que peut présenter, pour lui-même, l'ensemble des données de fait, développées dans les chapitres II, III et IV, il faut noter qu'il s'oppose, sur des points essentiels, à la thèse et à l'interprétation classiques « entomophilistes », exposées au chapitre I (pp. 184-186). Il est dès lors nécessaire d'examiner, dans cette thèse et dans cette interprétation, la validité des autres points, que nos données de fait n'influencent pas directement.

A. Dispositifs propres a interdire la pollination directe.

La protérandrie *parfaite* et l'autostérilité étant écartés par ce qui précède, il reste, dans le même sens, les deux dispositifs donnés comme propres à parfaire l'interdiction : rabattement horizontal du filet et position extrorse de l'anthère mûre. Or le second mouvement du filet n'est que la prise d'une position *normale*, habituelle aux étamines, après une position au contraire exceptionnelle (1) ; si l'on veut voir, dans le mouvement des filets, une adaptation à la pollination, il est logique de l'y chercher dans la position exceptionnelle, propre à l'espèce (anthère *en déhiscence* placée juste au-dessus de l'ovaire), plutôt que dans l'acquisition ultérieure d'une position éminemment banale (filets rayonnants autour du gynécée). Sprengel (1793) n'avait rejeté, sur ce point, l'opinion de Linné et de Koelreuter (1761) que *parce qu'*il était convaincu de la protérandrie parfaite de la fleur.

Quant à la torsion de l'anthère qui, d'introrse, la rend extrorse, elle est sans doute peu favorable à la pollination directe, mais les faits ont montré qu'elle n'empêchait cependant point le pollen d'atteindre le stigmate, même si l'on ne tient pas compte des visites des Thysanoptères. Rappelons qu'il s'agit d'un mouvement secondaire et que la position originale de la fente de déhiscence devait normalement favoriser l'autogamie.

Au surplus, les auteurs ne sont évidemment tentés d'attacher une certaine importance à ces deux derniers dispositifs que parce que ceux-ci s'ajoutent aux deux autres, maintenant écartés.

---

(1) Je reparlerai plus loin de cette position exceptionnelle, à propos des adaptations au croisement.

B. Dispositifs favorisant la pollination croisée.

1° *Staminodes.*

Depuis plus d'un siècle, on a constaté que les têtes brillantes des staminodes, malgré leur apparence, étaient *sèches* et ne sécrétaient aucun *nectar* (1) ; mais il a été établi aussi que du nectar était produit ailleurs, sur deux taches colorées et un peu déprimées, occupant la face interne de la partie élargie de ces organes (2) (Sprengel, 1793 ; Vaucher, 1841 ; Müller, 1873 ; Behrens, 1879 ; etc.), opinion reprise ensuite dans la plupart des traités (Engler, 1891, 1930 ; Péchoutre, 1909 ; Kerner & Hansen, 1921 ; etc.) (3). Il faut donc relever l'erreur de Massart (1904, 1923) et de Wéry (1906, 1908) qui décrivent toujours la fleur comme ne produisant « aucune gouttelette » de substance sucrée. Knuth (1898) avait déjà regretté l'abus du terme « fleur trompeuse » (« Tauschblume »), utilisé par beaucoup d'auteurs à la suite de Müller (Kirschner, 1911 ; Migula, 1914 ; Engler, 1926, p. 75 ; etc.) et paraissant consacrer cette erreur. Cammerloher, plus récemment (1931), a insisté dans le même sens. Même s'il est trompé de loin par les boules brillantes, l'insecte trouve, tout à côté, une quantité appréciable de nectar, et celui-ci est bien ce que le visiteur souhaite qu'il soit, à savoir un liquide *sucré* (Stager, 1902).

Mais il y a plus : Daumann (1932) a démontré, de façon péremptoire, que les têtes brillantes des staminodes ne jouent aucun rôle d'attraction vis-à-vis des insectes, — *ni de loin, ni de près*, — et sont donc inutiles pour la pollination (4). En outre, les taches colorées des vraies surfaces nectarifères n'ont, elles non plus, aucun effet attractif. (Daumann, 1935).

Ainsi donc, il ne reste *rien* de tout ce qui constituerait, dans le staminode, un « appareil d'affichage ».

---

(1) Quoiqu'il fasse appel, à ce sujet, à une « observation longue et patiente dans la nature, sans idée préconçue », Bonnier avait-il jamais regardé de près une fleur de Parnassie ? Dans un ouvrage très répandu (*Plantes des champs et des bois*, p. 429-431), il décrit ces sphérules comme produisant une substance *semi-liquide, capable d'engluer insectes*, cailloux et grains de sable (comme les feuilles de *Drosera*), admettant toutefois que « cette source d'alimentation (pour la plante) est peu importante » (!!). — Martinet (1872) avait commis une erreur du même genre, mais moins grave, déjà relevée par Behrens (1879).

(2) Il y est émis par les stomates, et non « par des soupapes » (?), comme Péchoutre (1909) le fait dire à Behrens (1879). Voir la pl. V., fig. 18, de ce dernier auteur.

(3) Beaucoup d'autres se contentent de donner le staminode comme nectarifère, sans indiquer où se produit le nectar (Le Maout et Decaisne 1876 ; Sturm, 1902 ; Wettstein, 1924 ; Strasburger-Fitting, 1931 ; etc.). Sprengel (1793) paraît savoir que du nectar est aussi produit le long des nervures des pétales et Goebel (1924) signale, en outre, un disque nectarifère à la base de l'ovaire.

(4) Vaucher (1841) et Bennet (1871) croyaient que le pollen tombait sur les têtes des staminodes et que celles-ci pouvaient, plus tard, ramener ce pollen sur le stigmate mûr. On trouve souvent, de fait, un peu de pollen sur les faux nectaires, même dans des fleurs mises à l'abri des visites d'insectes.

2° *Les « nectarosèmes ».*

Les veinules des pétales perfectionnent-elles l'affichage, en *guidant* vers les pseudo-nectaires les insectes qui opèrent le croisement (Wéry, 1908) ? C'est là une affirmation gratuite que ne supporte, à ma connaissance, aucune expérience ou observation précise. En outre, les insectes dont il s'agit (Diptères gros ou moyens) abordent, nous dit-on, — et se tiennent — au centre de la fleur : les veinules sont donc séparés d'eux par les staminodes auxquels elles devraient conduire ! S'il s'agit d'un insecte plus petit, abordant sur les pétales, les veinules le guideront au point d'insertion du staminode, relativement loin des pseudo-nectaires. Se diriger alors de là vers ceux-ci, c'est prendre le chemin *opposé* à celui qui permettrait d'atteindre l'anthère mûre ou le stigmate étalé.

Enfin il est clair que les démonstrations précitées de Daumann, quant aux staminodes, rendent caduque une hypothèse de ce genre.

3° *Blancheur des pétales*, favorable aux visites nocturnes. Nous pouvons négliger cette opinion de Sprengel, puisqu'il est admis maintenant que la pollination se fait de jour, au moins principalement. Au surplus, la fleur serait de n'importe quelle couleur que celle-ci aurait été déclarée favorable.

4° Rien n'empêche d'admettre, avec Kerner-Hansen, que des insectes, abordant la fleur par le pourtour, risquent de heurter le filet de l'anthère ouverte, et donc de recevoir du pollen sur le corps (1). Mais voir dans ce phénomène banal, *vérifiable à peu près dans n'importe quelle fleur*, une « adaptation secondaire remarquable », trahit une idée préconçue, singulièrement insoucieuse du sens des mots. « Adaptation » d'autant moins « remarquable » d'ailleurs que, dans cette position, le pollen ne peut tomber que *sur le dos* du visiteur, donc à un endroit qui ne touchera point les stigmates lors des visites futures.

5° *Mouvement des étamines.*

La croissance du filet, qui porte l'anthère mûre au-dessus de l'ovaire, est plus ou moins favorable à la pollination croisée *du fait qu'il y a protérandrie*, puisqu'elle amène en place utile le pollen à récolter ; mais ce même mouvement serait au moins *aussi favorable à la pollination directe* si les anthères et les stigmates étaient mûrs en même temps. En outre il est, de fait, favorable à l'autogamie dans la mesure où la protérandrie est imparfaite, c'est à dire, dans la mesure où les stigmates sont précocement réceptifs (cf. chap. II). Par conséquent, on ne peut considérer ce mouvement staminal, en soi, comme « adapté » au croisement.

Répondant à Hildeprand (1867), Goebel (1924) a montré de plus, en s'appuyant sur des expériences de Troll, que la récolte du pollen par les insectes se ferait aussi bien si la position des étamines était différente.

(1) Risque assez faible d'ailleurs, si l'on tient compte de la rigidité relative du filet.

6° *Développement successif de l'androcée.*

Nous rencontrons ici une curieuse erreur de raisonnement. Il est exact que ce développement successif augmente, pour chaque fleur, la durée de floraison et donc ses chances d'être visitée ; mais cette remarque ne vaut *que pour la période « mâle »*, donc pour les fleurs fournissant du pollen aux visiteurs. Il y aura exactement autant de visites de fleurs au « *stade femelle* » (stigmates étalés), que les cinq étamines s'ouvrent simultanément ou qu'elles le fassent successivement. Or c'est des visites au stade « femelle » que dépend la fécondation croisée.

Soit, répondra-t-on ; mais un plus grand nombre de ces visites risquent d'être efficaces dans le second cas parce que, les fleurs ayant été plus souvent visitées pendant la période « mâle », il circule un plus grand nombre de mouches chargées de pollen. Erreur ici encore : Une fleur en période « mâle » reçoit normalement, en un jour, bien plus de visites qu'il n'en faut pour dissiper le pollen de l'unique anthère offerte. Une fois celle-ci vidée, toutes les autres visites de la journée seront pratiquement inefficaces ; et il en sera ainsi pendant les cinq jours de l'anthèse. Supposons au contraire que les étamines mûrissent toutes le même jour, et en place utile pour être atteintes : il faudra cinq fois plus de visites pour épuiser la provision de pollen. Dans les deux cas, le nombre *total* de visites efficaces, pour une fleur donnée, est donc équivalent. Répliquera-t-on que la provision sera cependant un peu plus vite épuisée dans le second cas, vu l'abondance du pollen fourni à la fois ? Mais cela implique alors un abdomen plus abondamment chargé et, corrélativement, la possibilité de polliner ensuite un plus grand nombre de stigmates ou de les polliner plus efficacement, le résultat final étant encore le même (1). Mais, dit-on encore, si toutes les étamines mûrissent en même temps, une seule pluie peut perdre tout le pollen de la fleur et celle-ci a donc avantage à ne le risquer que peu à peu (Wéry). Cet argument serait utilisable pour défendre une adaptation à l'*autogamie*, non s'il s'agit de croisement. Dans une prairie où vivent les Parnassies, il y a des fleurs à tous les stades de floraison ; qu'il y ait maturité simultanée ou successive des anthères, le nombre *total* d'anthères ouvertes, et donc la *quantité totale de pollen offerte* aux Diptères sur leur terrain de chasse, seront pratiquement les mêmes. Et cela quel que soit le régime des pluies : dans le premier cas, une pluie sera cinq fois plus fatale au pollen de certaines fleurs, mais le sera à cinq fois moins de fleurs, puisque la durée d'exposition est réduite d'autant (2).

Tels sont les résultats, essentiellement négatifs, d'un examen critique des « adaptations entomophiliques » de la Parnassie. Nous verrons plus loin la conclusion qu'il y a lieu d'en tirer quant à l'ensemble de l'organisation florale.

---

(1) Accordons qu'il y a aussi un risque un peu plus grand de perte de pollen, par chute.

(2) Voir, dans la situation et la faible quantité de pollen offerte en une fois au visiteur, une invitation, pour celui-ci, à ne pas en manger (Müller) est une absurdité qui ne mérite pas l'examen.

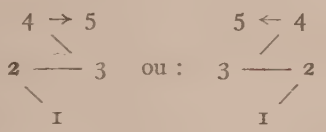
VI. — Mouvement staminal, zygomorphie et préfloraison (1).

§ 1. Observations

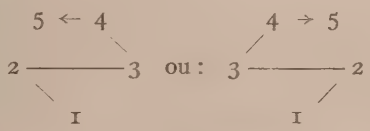
J'ai rappelé plus haut (p. 185) que le double mouvement staminal gagnait successivement les cinq étamines dans un ordre déterminé. Mon attention a été attirée sur cet ordre et sur *sa signification*. Voici le résultat des observations, faites sur plusieurs centaines de fleurs, préalablement à toute recherche de la littérature du sujet.

La deuxième étamine qui se soulève est *toujours* contiguë à la première, tantôt à sa droite, tantôt à sa gauche — et aussi souvent à sa droite qu'à sa gauche. La troisième est également toujours contiguë à la première, mais du côté opposé à la seconde ; elle n'est donc jamais contiguë à celle-ci. La quatrième est contiguë à la seconde. La cinquième est donc toujours entre la troisième et la quatrième.

Le schéma est, par conséquent :



Très exceptionnellement, j'ai trouvé :



Que signifie cet ordre ? Il est aisé de voir d'abord qu'il correspond au développement progressif de l'androcée, d'un côté à l'autre de la fleur, dans un sens qui, sur les schémas ci-dessus, serait indiqué par une flèche verticale partant de l'étamine n° 1 et pointée vers le haut, ou bien encore (sauf dans les cas exceptionnels) passant entre les étamines 1 et 2 pour aboutir à la 5e. Ce développement trahit donc une *symétrie bilatérale* qu'il y a lieu, dès lors, de rechercher dans les autres pièces florales et il suffit, de fait, pour la retrouver, d'observer de près un bon nombre de fleurs à tous les stades. Le premier sépale étalé est toujours en face de la première étamine dressée et le premier pétale épanoui est, soit à sa droite, soit à sa gauche ; l'un et l'autre sont aussi un peu plus grands que les autres pièces du même cercle quoique, pour le calice, la différence, fort nette sur le bouton très jeune (fig. 11, p. 210), soit parfois à peine sensible sur la fleur ouverte.

---

(1) Une partie des observations, relatées dans ce chapitre, a fait l'objet d'une communication préliminaire au IIe Congrès National des Sciences, à Bruxelles (juillet 1935).

Il en résulte donc qu'à un moment donné, — (celui qui précède l'épanouissement du dernier pétale et coïncide avec l'allongement du premier filet), — l'allure zygomorphe *de l'ensemble de la fleur* est assez frappante (fig. 5). Dans le bouton, en outre, les cinq étamines jeunes atteignent des niveaux différents, qui traduisent l'ordre de leur formation et correspondent à l'ordre, indiqué plus haut, de leur développement ultérieur. Au moment où s'ouvre le bouton, la première anthère dépasse généralement un peu le sommet des carpelles ; la 4e et la 5e, qui lui sont opposées, n'atteignent pas ce sommet.

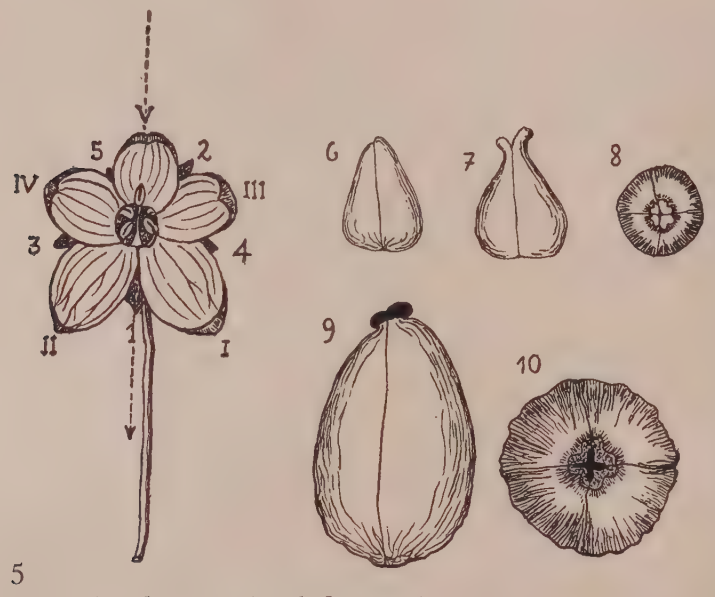


Fig. 5. — Croquis d'une fleur au 1er jour de floraison (épanouissement du 5e pétale, allongement du 1er filet) : la zygomorphie de l'ensemble est très nette. Les sépales sont numérotés de 1 à 5 (conformément au diagramme de la fig. 17, p. 214), les pétales de I à V. Le trait pointillé indique l'axe de symétrie. Les staminodes ne sont pas figurés.

Fig. 6-10. — Zygomorphie du gynécée. Fig. 6. Vue de profil d'un ovaire de 5 mm. de haut, dans un bouton prêt à s'ouvrir. La ligne verticale correspond à une nervure carpellaire médiane. La moitié droite de l'ovaire est un peu plus élevée (côté « avantagé »). Fig. 7. Idem au 7e jour ; stigmates plus élevés et plus larges du côté « avantagé ». Fig. 8. Idem vu d'en haut. Même observation ; la croix déterminée par les nervures carpellaires médianes est un peu irrégulière. Fig. 9 et 10. Fruit, peu de temps avant sa déhiscence. Mêmes observations ; en outre, le péricarpe est plus renflé sous les stigmates, du côté « avantagé ». Grossissement pour les figs. 6-10 : × 3.

Quant à l'ovaire, dans le bouton prêt à s'ouvrir, la moitié située du côté « avantagé » — c'est-à-dire du côté de l'étamine no 1 et du 1er sépale — est un peu plus élevée que celle qui occupe le côté « retardé » (fig. 6). Cette différence de niveau se

maintient sur la fleur ouverte pendant l'anthèse mais, quoique constante, elle ne dépasse guère 1/2 mm.

La zygomorphie du gynécée continue à se manifester lorsque les quatre stigmates se développent. Deux de ceux-ci sont plus larges et plus élevés du côté « avantagé » (fig. 7, 8). En outre, l'ovaire assez âgé étant vu de haut, les lignes de future déhiscence dessinent le plus souvent une croix un peu irrégulière (2 angles aigus, deux angles obtus), les deux secteurs plus élevés étant aussi plus larges (fig. 8). Ce dernier caractère est général, mais les cas ne sont point rares où la différence est imperceptible à l'œil nu (1).

Enfin la zygomorphie de l'ovaire se retrouve *dans le fruit*, d'abord par les trois caractères ci-dessus : hauteur et largeur des stigmates devenus brunâtres, lignes de déhiscence formant une croix irrégulière, — ensuite par un renflement et un gonflement du péricarpe du côté avantagé, immédiatement sous les stigmates (fig. 9, 10). Ce renflement est évidemment dû au plus grand nombre de graines en développement à ce niveau et il est bien perceptible en vue de profil. Dans bon nombre de cas, la zygomorphie du fruit est encore décelable *après sa déhiscence.*

C'est la croissance inégale des deux moitiés de l'ovaire qui accentue la légère fente qui, dès le bouton, existe à son sommet, là où les stigmates se développeront plus tard.

Nous avons recherché aussi le rapport entre le côté « avantagé » et la feuille, préfeuille ou bractée (« Vorblatt ») insérée sur l'axe floral. Sous le niveau d'insertion de la préfeuille, une section transversale de l'axe montre régulièrement un contour en écusson, avec trois crêtes ou « ailes » (A. B. C., fig. 11 et 12, p. 210) et un côté arrondi. Prolongé vers le haut, celui-ci rejoint la nervure médiane de la préfeuille sur sa face dorsale. Les deux ailes latérales (B et C) descendent des deux bords de la « Vorblatt », là où elle s'insère sur l'axe. Quant à l'aile médiane A, elle passe *exactement* entre ces deux bords et descend du bord — droit ou gauche — du sépale n°1 (fig. 11).

Ainsi donc, le côté avantagé est toujours *opposé à celui qui porte la préfeuille*, mais *oblique* par rapport à lui (fig. 11 et 13).

J'ai parfois rencontré des tiges florales avec *deux préfeuilles*, l'une en face de l'autre et à des niveaux différents ; le côté avantagé était alors opposé à celui qui portait la préfeuille *supérieure.*

Tout ce qui précède permet d'établir le diagramme représenté dans la figure 13 et orienté conformément à la figure 11 (2). L'axe de symétrie, oblique, est indiqué

---

(1) Sur une planche coloriée de la flore d'*Hegi*, j'ai retrouvé ce détail, dont le dessinateur n'avait évidemment pas saisi la signification (pl. 143, fig. 7, p. 613).

(2) La préfeuille figurée est la supérieure (généralement désignée par β), la seule ici qui soit insérée sur l'axe floral. Le diagramme ne figure, ni la préfeuille inférieure (α), beaucoup plus difficile à trouver tout à la base de la tige et qui est opposée à la première, ni la feuille sous-tendant le pédoncule floral tout entier (Tragblatt ») et qui, sur la figure, viendrait à gauche, l'axe principal étant à droite. C'est intentionnellement que le diagramme est donc orienté, non suivant le plan

par la ligne pointillée A B, la perpendiculaire à cet axe (C D) séparant le côté « retardé » C A D et le côté « avantagé » C B D. On notera — et j'ai soigneusement vérifié ce point — que l'axe de symétrie, rencontrant la nervure médiane du sépale nº 1 et l'étamine nº1, passe exactement par deux des futures fentes de déhiscence de la capsule, donc au milieu du carpelle et à égale distance de deux placentas. Il en résulte notamment que l'axe réunissant les placentas *a* et *d* ne coïncide pas avec la

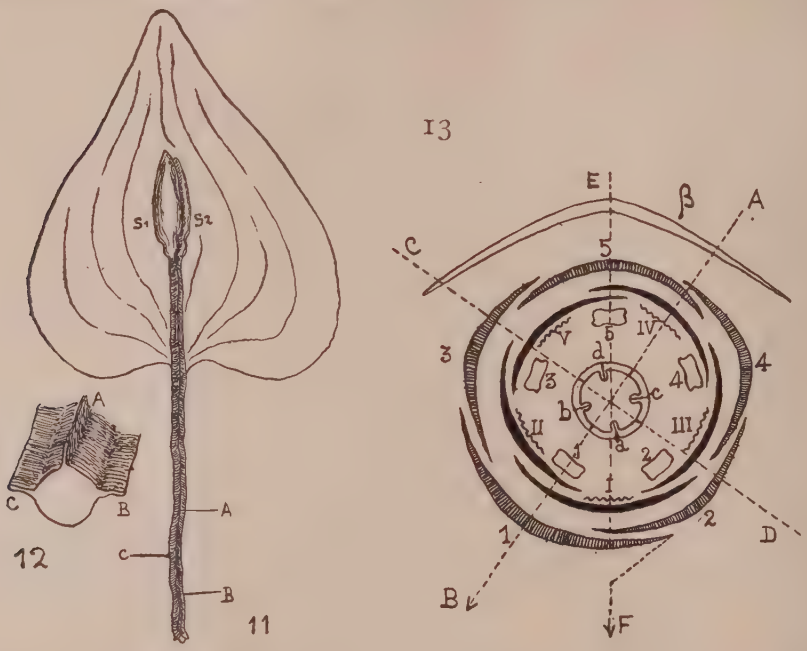


Fig. 11. — Axe floral très jeune, avec sa préfeuille supérieure (β) vue de face et son bouton floral. S_1 est un peu plus grand que S_2 et le recouvre en partie. A, B, C : les trois « ailes » de l'axe. Prolongées vers le haut, A rejoint le bord droit de S_1, B le bord droit de S^2 et celui de la préfeuille, C le bord gauche de S_1 et celui de la préfeuille.

Fig. 12. — Détail de la section inférieure de l'axe de la fig. 11, montrant les trois « ailes ».

Fig. 13. — Diagramme normal. β = préfeuille supérieure; étamines et sépales numérotés de 1 à 5, pétales de I à V ; *a-d*, les 4 placentas. Détails dans le texte. Le trait pointillé F correspond à l'aile médiane A des fig. 11 et 12. Les fig. 11 et 13 ont la même orientation.

---

antéro-postérieur déterminé par la position de cet axe et de la « Tragblatt », mais suivant la position de la préfeuille β et conformément — répétons-le — à la figure 11. Payer (1857, p. 183) admettait que la préfeuille supérieure de Parnassie n'était autre que la feuille sous-tendante, dont le pétiole s'était soudé au pédoncule jusqu'à une certaine hauteur. Cette interprétation a été contredite par Wydler (1844, 1857, 1860), suivi lui-même par Eichler (1878). Voir aussi Martius (1882, p. 402).

verticale E F (passant par la nervure médiane de la préfeuille), mais est légèrement oblique par rapport à celle-ci. Ces remarques ne valent, bien entendu, que pour les ovaires normaux, à quatre carpelles.

Il n'était pas impossible qu'un indice de zygomorphie soit décelable dans l'*anatomie* de l'axe floral, — et cette hypothèse aussi devait être vérifiée. De la fleur à la préfeuille, l'axe porte cinq ailes, dont quatre descendent des bords des deux sépales externes, et la cinquième du sépale mi-externe et mi-interne. Au-dessus comme en dessous du niveau d'insertion de la préfeuille, et même à 1/2 cm. sous la fleur, le système conducteur n'est pas plus important du côté « avantagé » que de l'autre, en ce qui concerne le nombre et la dimension des massifs conducteurs et le nombre des vaisseaux qu'ils contiennent : il y a généralement trois larges faisceaux bilatéraux (fig. 14) (1). A proximité de la fleur, le parenchyme *cortical* est plus épais du côté avantagé (une ou deux assises de plus, tissu plus lacuneux, à cellules étirées et allongées dans le sens radial) ; mais cette différence est en relation directe avec le soubassement du 1er sépale et il n'est pas permis de la mettre en rapport avec la zygomorphie florale. Le résultat de cette vérification est donc négatif.

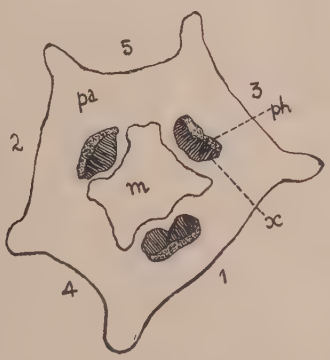


Fig. 14. — Section transversale de la tige florale, 1 cm. au dessus du niveau d'insertion de la préfeuille ; pa = parenchyme ; m = moelle creuse ; x = xylème ; ph = phloème ; les chiffres 1-5 correspondent à la position des 5 pièces du calice au niveau supérieur. Orientation et numérotation des sépales comme dans la fig. 17, p. 214. (Obj. Koristka n° 3 × oc. comp. 2 ; dessin à la chambre claire, au niveau de la table, réduit d'1/3 par la reproduction).

§ 2. Commentaires.

Ces observations sont en désaccord avec certaines données antérieures, elles en confirment d'autres et elles apportent, sur quelques points, des précisions nouvelles.

(1) Arber (1913) a montré la part différente prise, par chacun de ces trois faisceaux, dans le système conducteur des organes floraux aux niveaux supérieurs (sépales, pétales, staminodes). Pour d'autres détails anatomiques, voir Drude, 1875, p. 268-269.

Les fréquentes observations de notre compatriote J. Massart, sur *Parnassia palustris*, sont brièvement résumées dans ses « Éléments de Biologie générale et de Botanique » (vol. II, 1923, p. 313, fig. 484). Elles ont fait aussi l'objet d'une longue description dans la relation des excursions scientifiques, faites sous sa direction et publiées par Melle J. Wéry (2e édit. 1908, vol. I, p. 67-71, fig. 1-7). Malgré une faute d'impression dans la légende (« à gauche » est mis pour « à droite ») et malgré l'oubli de la désignation, sur le dessin, des étamines C 1 et C 2 et celui de la numérotation de C 3, le sens de la figure de Massart est clair : celle-ci implique que l'ordre du mouvement staminal se fait en un cercle, chaque étamine qui se meut étant contiguë à la précédente et la 5e étant à côté de la première, conformément au schéma : 3 2 / 4 1 / 5. Ce schéma est en contradiction formelle avec *toutes* mes observations. Si le dessin a été fait d'après nature, on doit intervertir C 1 avec C 2 et C 4 avec C 5 et modifier, en conséquence, le niveau respectif atteint par ces deux dernières étamines.

La description et les figures de J. Wéry (1908) impliquent le même schéma de développement contigu, en un cercle, et je dois les contredire pour les mêmes raisons. L'auteur donne bien une figure séparée pour chacun des jours de la floraison, mais la constance de mes résultats me permet difficilement d'admettre que ces figures — absentes dans l'édition de 1906 du même travail — ont été faites rigoureusement d'après nature et avec une orientation inchangée.

Le développement successif *contigu* des diverses étamines a été également décrit, il y a longtemps, par Bennet (1871). Mais le fait de confirmer en P. S. une description antérieure et différente de Gris (1868) paraît impliquer que l'auteur anglais s'était aperçu de l'inexactitude de sa première opinion.

Mes observations sont aussi en désaccord avec l'opinion fort ancienne — et qui n'a plus été défendue depuis — de Vaucher (1841), lequel admettait, pour toutes les étamines, un développement « alternatif » (« de sorte que la marche du phénomène n'en est pas troublée »). Les divergences entre les convictions, toutes deux inexactes, de Vaucher et de Bennet s'expliquent du reste aisément par une observation insuffisamment prolongée, puisque le mouvement est bien contigu entre la 1e et la 2e étamine, ou entre la 4e et la 5e, mais alternatif entre la 2e, la 3e et la 4e.

Par contre, j'ai retrouvé d'autres données de la littérature — et certaines fort anciennes — d'après lesquelles l'ordre du mouvement staminal concorde avec celui que j'ai observé moi-même, et qui leur apporte donc une confirmation : Wydler (1844-1857), Gris (1868) (1), Drude (1875), et plus récemment Francé (1909) et Goebel (1924). D'autre part Payer (1857, p. 183, pl. 39), contredit d'ailleurs — bien

(1) La note de Gris est donnée comme « préliminaire » à un mémoire que Martinet (1872, p. 217) dit « en voie d'impression » et dont il aurait lu le manuscrit. Ce mémoire a-t-il paru ? Je ne l'ai trouvé nulle part et il n'est renseigné dans aucune bibliographie.

à tort — par FRANCÉ en ce qui concerne le niveau des étamines), a décrit l'irrégularité du bouton, due au développement inégal et successif des diverses pièces de la fleur, et celle-ci est classée par GOEBEL comme « cryptodorsiventrale » (à dorsiventralité cachée).

Mais ces auteurs, — y compris ceux qui ont remarqué la dimension inégale des pièces du périanthe, — admettent tous que l'irrégularité florale est passagère et laisse la fleur adulte rigoureusement actinomorphe. Cette opinion, on le voit, doit être corrigée, car elle se fonde sur une observation insuffisante de l'ovaire : la zygomorphie est *définitive* et persiste dans le gynécée adulte, parfois même jusqu'après déhiscence de la capsule (1).

Quant aux observations relatées plus haut et relatives à la position exacte de la préfeuille (p. 209, fig. 11), leur résultat est conforme aux diagrammes de WYDLER (1844), BAILLON (1872) et EICHLER (1878), qui cependant diffèrent entre eux sur d'autres points (2).

§ 3. REMARQUES SUR LA PRÉFLORAISON ET L'ORIENTATION DU GYNÉCÉE.

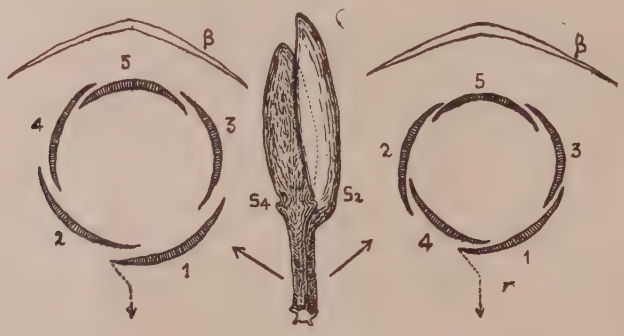
a) *Calice.* Le diagramme de WYDLER (1844 ; voir aussi 1857, p. 22-23), celui de BUCHENAU (1862) (3) et celui de GOEBEL (1924) — ce dernier reproduit dans la flore d'HEGI — indiquent une préfloraison *quinconciale* du calice, suivant l'arc de divergence 2/5 (deux pièces recouvrantes, deux recouvertes, une mi-recouverte et mi-recouvrante) : $4^{2}_{1}\,3^{5}$ (cf. fig. 5, p. 208 ou fig. 17, p. 214). Ceux de BAILLON (1872), de LE MAOUT (1876) et d'EICHLER (1878) — ce dernier reproduit dans le traité d'ENGLER-PRANTL — donnent au contraire la préfloraison comme *imbriquée* (une pièce recouvrante, trois mi-recouvrantes et mi-recouvertes, une recouverte), et ceci est également conforme à la *description* (non au diagramme) de PAYER (1857) ; l'ordre est alors celui donné pour les étamines : $2^{4\ 5}_{1}\,3$ (cf. fig. 13, p. 210 ou fig. 15, p. 214).

(1) Rappelons que la zygomorphie proprement dite est extrêmement rare chez les Saxifragacées. (Voir ENGLER, 1930, p. 92 et p. 157, fig. 91 S^{1}).

(2) Sur les autres diagrammes que j'ai consultés, la position de la bractée n'est pas indiquée et leur orientation implique parfois que cette position est méconnue (cf. LE MAOUT et DECAISNE, 1876 ; WETTSTEIN, 1890 ; GOEBEL, 1924 ; HEGI, etc.) . — Relevons aussi la triple erreur de BAILLON, quant à la constance et au niveau d'insertion de la bractée. Le texte de l'« Histoire des plantes » donne l'organe comme constant et situé à *mi-hauteur* de la tige ; or la figure montre celle-ci *sans bractée* du tout. D'autre part, le « Dictionnaire » de 1891 (tome II, p. 513) reproduit la même figure inexacte, avec un texte qui, cette fois, se conforme malheureusement mieux à l'inexactitude du dessin, car les pédoncules ne sont plus décrits que « *souvent* feuillés ».

(3) Il s'agit d'une figure donnée pour une fleur anormale au point de vue des carpelles. Les diagrammes publiés par le même auteur en 1857, pour d'autres anomalies, ne renseignent pas sur la préfloraison. Sur les fleurs anormales de Parnassie, souvent rencontrées, voir aussi WETTSTEIN (1890).

Cette contradiction n'est qu'apparente. Si l'on examine le mode de recouvrement de la *base* des sépales, ou plus exactement de l'onglet élargi par lequel ils s'insèrent sur le réceptacle, le recouvrement est toujours conforme à celui donné par WYDLER (fig. 5, 16 et 17). Cet ordre de recouvrement semble bien aussi — quoique je n'ose être trop affirmatif — l'ordre d'apparition et de formation des diverses pièces, contrairement au texte de PAYER. Au contraire, l'ordre de recouvrement effectif, *par leur limbe*, des divers sépales, — vérifiable dans un bouton très jeune seulement, — est imbriqué et suit l'ordre du mouvement staminal (fig. 16 et 15 ; voir aussi fig. 11 et 13), conformément au diagramme d'EICHLER. Cet ordre de recouvrement est, en même temps, l'ordre des dimensions et l'ordre d'épanouissement des pièces. Suivant le point particulièrement envisagé et le détail de l'observation, les deux diagrammes peuvent donc être justifiés pour la même fleur : Sur le bouton dessiné figure 16 par exemple, et dont sont tirées les figures 15 et 17, on voit que S 2 recouvre S 4 sur sa longueur, mais est recouvert par lui à sa base.



15 16 17

Fig. 15-17. — Préfloraison du calice. Fig. 16. Bouton floral vu de profil, montrant que S_2 recouvre S_4 sur sa longueur, mais est recouvert, à sa base, par l'onglet sur lequel S_4 est inséré. Fig. 15 et 17. Les deux diagrammes qu'on peut tirer de la fig. 16. Sur celle-ci, S_1 est enlevé ; S_3 et S_5 ne sont pas visibles.

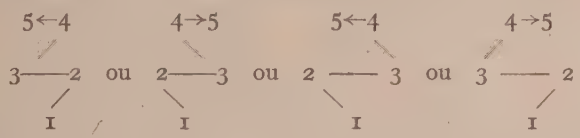
b) *Corolle.* Le diagramme établi par WYDLER, dès 1844, indiquait, pour la corolle, une préfloraison imbriquée, le premier pétale étalé, externe dans le bouton, étant du même côté que le 1er sépale et que l'étamine nº 1, et étant donc opposé à la préfeuille (pétale « postérieur » par rapport à celle-ci). Dans le traité classique de PAYER (1857, p.184, 188, pl. 39, fig. 17, 18, 25), l'ordre d'*apparition* des divers pétales est conforme à ce diagramme, le pétale postérieur apparaissant d'abord. Mais l'ordre de *recouvrement* dans le bouton est inverse : « le pétale postérieur est recouvert par les latéraux qui, à leur tour, sont recouverts par les pétales antérieurs » (du côté de la bractée).

L'ordre indiqué par WYDLER est repris dans le diagramme d'EICHLER (1878, p. 425) ;

celui de PAYER, d'autre part, est reproduit dans le traité de BAILLON (1872, vol. III, p. 340).

Toutes mes observations s'opposent, sur ce point, aux diagrammes de ces deux derniers auteurs : c'est *toujours* le pétale postérieur (adossé au premier sépale et du côté opposé à la préfeuille) qui est externe dans le bouton et recouvre les quatre autres (fig. 13, p. 210). L'examen des figures de PAYER semble indiquer que son erreur est, non d'observation, mais d'*orientation* de son matériel (1). Quant à BAILLON, il est fort probable qu'il s'est inspiré des figures de PAYER pour établir son diagramme.

L'ordre d'épanouissement des 5 pétales correspond à l'ordre de leurs dimensions respectives et à celui de leur recouvrement dans le bouton. Il concorde, dans l'ensemble, avec celui de l'androcée, mais le type indiqué pour ce dernier comme très exceptionnel a été rencontré au moins aussi souvent. Nous avons donc :



C'est le troisième de ces schémas qui est suivi dans le diagramme de la figure 13.

La direction de la ligne en zig-zag, exprimée par ces schémas, croise normalement celle que donne l'androcée de la même fleur, mais il y a des exceptions (2).

Ces schémas concordent avec ceux donnés par WYDLER, (1857, p. 23), sauf pour les deux derniers, qui ne sont pas indiqués comme « normaux », alors que je les ai trouvés aussi fréquemment que les deux autres.

Le même auteur a noté d'ailleurs une certaine variabilité sur ce point et signalé toutes les dispositions aberrantes rencontrées (1857, p. 22-23). J'en ai relevé une nouvelle, qui mérite d'être signalée parce que la variation est un peu plus profonde : tous les pétales se recouvraient suivant une spirale de divergence 1/5, sans alternance. (Un seul cas) ; (fig. 18, p. 216).

c) *Orientation du gynécée.* J'ai fait remarquer que l'axe de symétrie passait par la nervure carpellaire médiane, à égale distance de deux placentas (fig. 13, p. 210). Sur ce point encore, les diagrammes publiés diffèrent *presque tous* entre eux et demandent rectification. Cet axe — indiqué comme tel ou reconstitué d'après la préfloraison et la position de la préfeuille — passe, d'après PAYER (1857, fig. 18

(1) En effet, les fig. 16, 17 et 18 de la pl. 39 semblent bien être orientées de la même façon, alors que, d'après les indications qu'elles portent, il faudrait admettre, pour la fig. 17 seule, une orientation inversée par rapport aux deux autres. Le « *p. a* » (recouvrant) de cette figure paraît bien correspondre dès lors au « *p.p.* » (le plus grand) de la fig. 18 ; et le «*p.p.*» (recouvert) de la fig. 17 au « *p. a.* » (de droite, le plus petit)de la fig. 18.

(2) Le fait que l'ordre de formation et de recouvrement (à la base) des sépales obéit à la divergence 2/5, alors que les pétales et les étamines suivent un ordre tout différent, tend à appuyer la conception récemment défendue par GRÉGOIRE (1935*a*,*b*), quant à la valeur *foliaire* des vrais sépales et à la valeur *non-foliaire* des autres organes floraux.

et 22), par le placenta ou à très petite distance angulaire de lui (1), — d'après Wydler (1844) et Eichler (1878), à une petite distance angulaire de la ligne de déhiscence, — d'après Baillon (1872), à petite distance du placenta, — d'après Le Maout & Decaisne (1876), à égale distance entre le placenta et la ligne de déhiscence. Seul Goebel (1924) le situe entre deux placentas et cette position est, d'après mes observations, la seule exacte. Le diagramme de cet auteur est malheureusement incomplet par ailleurs, car il ne donne ni la préfloraison de la corolle, ni la position de la préfeuille.

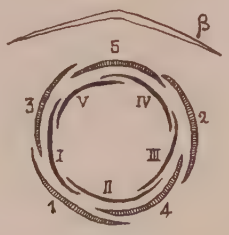


Fig. 18 — Diagramme avec préfloraison anormale de la corolle.

Les erreurs d'orientation, ici signalées, portent, bien entendu, non sur l'axe de symétrie lui-même, mais sur la position *du gynécée* par rapport à lui.

VII. — Résumé et conclusions.

I. J'ai exposé en détail, dans le chapitre I, l'interprétation et la thèse classique « entomophilistes », telles qu'elles sont appliquées à la fleur de *Parnassia palustris*, et qu'on peut résumer comme suit : autogamie impossible par suite de dichogamie parfaite, croisement obligatoire réalisé par les Diptères, longue série d'« adaptations entomophiliques » tendant, d'une part, à mieux interdire toute autogamie, d'autre part, à assurer et à favoriser le croisement.

Or les observations et les expériences, développées aux chapitres II, III et IV, permettent de mettre, en regard de cette thèse et de cette interprétation, les faits nouveaux suivants :

1° Le stigmate est déjà différencié et réceptif au cours de la période dite « mâle » ; la période « mâle » chevauche donc en partie sur la période « femelle » et la dichogamie ou la protérandrie de la fleur est donc imparfaite.

2° De fait, le stigmate, précocement réceptif, est déjà occupé par du pollen au cours de la période « mâle ».

---

(1) Le diagramme est trop incomplet pour que je puisse préciser. Cf. note (2) p. 209.

3° C'est là de l'auto-pollen, au moins en grande partie, et il y est amené, soit directement ou par le vent, soit surtout par les visites de petits Thysanoptères, hôtes *habituels* de la fleur.

4° L'auto-pollination n'est pas strictement limitée à la fin de la période « mâle », mais peut se réaliser encore pendant la période dite « asexuée » et une partie au moins de la période « femelle ».

5° L'espèce est autofertile.

6° Les graines obtenues par pollination directe montrent des mérites *supérieurs* à ceux des graines obtenues par croisement, en ce qui concerne :

a) le nombre de graines normales récoltées,

b) le nombre de graines normales capables de germer,

c) les dimensions des graines,

d) les dimensions de l'embryon.

7° Ces graines ont donné des résultats *égaux ou légèrement supérieurs* en ce qui concerne :

a) le délai de maturité du fruit,

b) le délai de germination de la graine.

Le chapitre V a montré, en outre, que la plupart des dispositifs secondaires, présentés comme « adaptatifs » pour le croisement par les insectes, ne résistent pas à l'examen.

II. Dans ces conditions, comment faut-il concevoir l'organisation florale de *Parnassia palustris*, du point de vue de ses adaptations à la pollination ?

1. En ce qui concerne son architecture et les détails de sa structure, la fleur paraît construite en vue de la pollination autogame.

2. La protérandrie — résultat d'un déséquilibre de croissance — contrarie l'autogamie sans l'interdire ; le croisement apparaît donc comme un *correctif* de cet « accident ». Sous les réserves indiquées plus haut (p. 203, 205), on peut admettre que la torsion de l'anthère mûre et, dans une plus faible mesure, sa position centrale lors de l'émission du pollen, favorisent cette correction. Quant aux insectes, beaucoup réalisent aisément le croisement lors de leurs visites, mais la plupart des dispositifs, considérés d'habitude comme « adaptatifs » à cet effet, n'ont pas cette valeur.

3. Puisque, dans les limites de l'expérimentation, les résultats de l'autogamie sont supérieurs à ceux du croisement, il n'est pas permis de dire, pour la Parnassie, que la nature *tend vers* la fécondation croisée comme vers un état *plus favorable* que maintiendra la sélection naturelle, conformément à la thèse classique de Darwin. Il est interdit, du même coup, de voir *dans la protérandrie* le résultat d'une *tendance* de la plante vers un état meilleur (1). Il faut y voir plutôt, avec V. Gré-

(1) Le problème se pose à peu près dans les mêmes termes pour les zoologistes. Voir, par exemple, le récent travail de Gavrilov (1935) sur les résultats de l'autofécondation chez les Oligochètes et sur la signification de la protérandrie (ou de la protogynie).

GOIRE, le résultat d'une discordance dans le développement parallèle de l'étamine et du carpelle, discordance aisément explicable si l'on songe au développement *foncièrement différent* de ces deux organes. C'est bien plutôt la concordance parfaite, — ajoutons-le avec cet auteur encore, — qui, chaque fois qu'elle se produit, doit paraître remarquable et on comprend aisément que, dans certains cas et chez certaines espèces, une discordance soit inévitable et puisse devenir la règle.

Les résultats expérimentaux, établis ici sur *Parnassia palustris*, doivent être rapprochés de ceux que BURCK avait obtenus en 1908, en reprenant les expériences de DARWIN, et de ceux que EAST et JONES ont recueillis ensuite sur le Maïs. Leur signification est peut-être accrue du fait que la Parnassie est une espèce très homogène, seule de son genre en Europe, et donc génétiquement très pure, les risques d'hybridation ayant été réduits au minimum.

III. Cette étude, limitée à une espèce, ne permet évidemment pas de remettre en cause l'ensemble du problème de la fécondation croisée et directe et celui des « adaptations » au croisement. Les résultats n'en sont pas moins fort symptomatiques si l'on songe que cette espèce est un des exemples les plus classiques de ces prétendues « adaptations ».

J'ai montré antérieurement (1926, 1928) que chez l'*Ophrys apifera*, par exemple, les dispositions florales qui servent très étroitement et très fidèlement la pollination directe sont exactement les mêmes que celles qui, chez l'*Orchis*, sont décrites par tous les auteurs comme des adaptations perfectionnées au croisement. Mieux encore : ces dispositions florales, soi-disant « entomophiliques », aboutissent à l'autogamie spontanée chez l'*Orchis* lui-même, c'est-à-dire chez le genre qui, de tout temps, a précisément servi à démontrer leur caractère entomophilique. Et j'ai montré qu'il y avait lieu, en conséquence, de « retourner » le raisonnement de DARWIN (1862-1877) au sujet de ces deux genres. Les résultats obtenus sur *Parnassia palustris* autorisent une conclusion dans le même sens et donnent un nouvel appui objectif aux remarques critiques émises alors au sujet de la thèse classique « entomophiliste » (1926, p. 83-86).

IV. Une étude complémentaire, sur le mouvement staminal et la morphologie de la fleur, a permis d'établir, — en confirmation de certains auteurs et en contradiction avec d'autres, — l'ordre exact de ce mouvement et la zygomorphie de la fleur, dont cet ordre est un indice. Contrairement à l'opinion admise, cette zygomorphie, quoique faible, est définitive et persiste dans le gynécée adulte, parfois même jusqu'après déhiscence de la capsule. D'autre part, l'étude du périanthe a permis de préciser et de rectifier quelques points de détail, relatifs à la préfloraison et au diagramme.

Institut J. B. CARNOY, *Louvain. Laboratoire de Botanique et de Cytologie.*
Octobre 1935.

BIBLIOGRAPHIE (1)

ARBER, A. 1913. — On the structure of the androecium in *Parnassia* and its bearing on the affinities of the genus ; Ann. of Bot., **27**, 491.

BAILLON, H. 1872. – Histoire des plantes, tome **3**, pp. 339 et 431. Paris (Hachette). — 1891. — Dictionnaire de Botanique. Paris (Hachette).

BEHRENS, W. J. 1879. — Die Nektarien der Blüten ; Flora, **37**, 2 (voir p. 310).

BENNET, A. W. 1871. — Note on the structure and affinities of *Parnassia palustris* L. ; Journ. Linn. Soc. Bot., **11**, 24.

BONNIER, G. (sans date). Les plantes des champs et des bois. Paris (Baillière).

BRAUN-BLANQUET, J. (sans date). — Saxifragaceae ; *in* : G. Hegi. Illustrierte Flora von Mittel-Europa, B^{d} **4**, Teil 2, p. 562 (cf. p. 366 et pl. 143). München (J. F. Lehmann).

BUCHENAU, F. 1857. — Einige Blüthenabnormitäten ; Flora, **40**, 291.

— 1862. — Einige Beobachtungen aus dem Gebiete der Pflanzenteratologie ; Bot. Zeitg., **20**, 307.

CAMMERLOHER, H. 1931. — Blütenbiologie I. Berlin (Borntraeger).

DARWIN, CH. 1877. — The various contrivances by which Orchids are fertilised by insects ; 1st ed., 1862 ; 2^{d} ed. revised, 1877. — Idem. Trad. franç. par J. REROLLE (avec notes de 1869), 1870. Paris (Rheinwald).

DAUMANN, E. 1932. —/Über « Scheinnenektarien » von *Parnassia palustris* und ander^{e} Blütenarten ; Jahrb. f. wiss. Bot., **77**, 104.

— 1935. — Über die Bestaubungsökologie der Parnassia-Blüte. II. Ein weiterer Beitrag zur experimenteller Blütenforschung ; Ibid., **81**, 705.

DRUDE, O. 1875. — Über die Blüthengestaltung und die Verwandtschaftsverhältnisse der Genus *Parnassia*, nebst einer systematischen Revision seiner Arten ; Linnaea, **39**, 239.

EICHLER, A. W. 1875-1878. — Blüthendiagramme, **2**, 424. Leipzig (Engelmann).

ENGLER, A. 1891-1930. — *Saxifragaceae* ; *in* : Engler-Prantl. Natürliche Pflanzenfamilien : 1. Aufl. (1891), III-2^{a}, s. 43, 66. — Id. 2. Aufl. (1930), B^{d} **18** *a*, s. 74, 97.

— 1926. — *Angiospermeae*. Kurze Erläuterung der Blüte- und Fortpflanzungsverhältnisse. Ibid. 2. Aufl., B^{d} **14** ^{a}.

ERRERA, L. & GEVAERT, G. 1878. — Sur la structure et le mode de fécondation des fleurs ; Bull. Soc. R. Bot. Belgique, **17**, 38. Idem. *in :* Recueil d'œuvres de L. Errera ; Botanique générale, vol. **1**, p. 31. Bruxelles. 1908.

FRANCÉ, R. H. 1909. — Die gamotrope Bewegungen von *Parnassia palustris* ; Zeitschr. f. d. Ausbau d. Entwicklungslehre, **3**, 23.

GAVRILOV, C. 1935. – Contribution à l'étude de l'autofécondation chez les Oligochètes ; Acta Zoolog., **16**, 21.

GOEBEL, K. 1924. — Die Entfaltungsbewegungen der Pflanzen und deren teleologische Deutung. 2. Aufl. Iena (G. Fischer).

GRÉGOIRE, V. 1935*a*. — Sporophylles et organes floraux. Axe végétatif et sommet floral ; Rec. trav. botan. Néerlandais, **32**, 453.

(1) Les deux ouvrages, dont la mention est précédée d'un *, ne me sont connus que de seconde main.

Grégoire, V. 1935*b*. — Les anomalies florales des *Primula* et la valeur du placenta central ; Ann. Soc. Scient. Bruxelles, série B, **55**, 297.

— Les dispositions florales. Cours du doctorat en sciences naturelles. Univ. de Louvain. (Inédit).

Gris, A. 1868. — Sur le mouvement des étamines dans la Parnassie des marais ; C. R. Acad. Sc. Paris, **67**, 913.

Hegi, G. — Voir Braun-Blanquet, J.

* Hildebrand, F. 1867. — Die Geschlechterverteilung bei den Pflanzen. Leipzig. (Cité d'après Goebel).

Kerner von Marilaun, A. 1921. — Pflanzenleben ; 3. Aufl. neu bearb. von A. Hansen. Leipzig u. Wien.

Kirchner, O. von. 1911. — Blumen und Insekten ; ihre Anpassungen aneinander und ihre gegenseitige Abhängigkeit. Leipzig u. Berlin (B. G. Teubner).

Knuth, R. 1893. — Chr. C. Sprengel, das entdeckte Geheimnis der Natur. Ein Kritisches Jubiläums-Referat (avec trad. néerl.) ; Bot. Jaarboek, **5**, 43.

— 1898-1905. — Handbuch der Blütenbiologie. Leipzig (Engelmann). Voir : **1**, 79, 131, 133, 159-160 ; **2**, 456-459 ; **3**, 338-339.

* Koelreuter, J. 1761. — Vorläufige Nachricht von einigen das Geschlecht der Pflanzen betreffenden Versuchen und Beobachtungen. (Cité d'après Goebel).

Le Maout, E. & Decaisne, J. 1876. — Traité général de Botanique, 2e éd. Paris (Firmin Didot).

Linné, C. 1824 (1750). — Philosophia botanica ; ed. C. Sprengel. Tournai (Casterman).

— 1786 (1746). — Sponsalia plantarum (Upsal, 1746), *in :* Amoenitates Academicae ; éd. J. E. Gilibert (Genève, 1786).

Mac Leod, J. 1891. — De Pyreneëenbloemen en hare bevruchting door insekten ; Bot. Jaarboek, **3**, 260.

Martens, P. 1926. — L'autogamie chez l'*Orchis* et chez quelques autres Orchidées ; Bull. Soc. R. Bot. Belgique, **59**, 69.

— 1928. — A propos de la pollination de l'*Epipactis* ; Ibid., **60**, 109.

— 1935[a]. — Mouvement staminal et zygomorphie chez *Parnassia palustris* ; C. R. 2me Congr. Nat. Sciences, Bruxelles, 1935, p. 989.

— 1935[b]. — Fécondation directe et fécondation croisée chez *Parnassia palustris* L. ; C. R. Ac Sc. Paris, **201**, 789.

Martinet, J. 1872. — Organes de sécrétion des végétaux ; Ann. Sc. Nat. Botan., Sie V, **14**, 91.

Martius, C. P. D. de. 1882. — Flora Brasiliensis. **13**-1. Münich (voir pp. 399-404).

Massart, J. 1904. — Les collections éthologiques au jardin botanique de l'État ; Bull. Jard. Bot. État, **1**, 217.

— 1923. — Éléments de biologie générale et de botanique, tome **2**. Bruxelles (Lamertin).

Migula, W. 1914. — Pflanzenbiologie. II. Blütenbiologie. Berlin (C. F. Göschen).

Müller, H. 1873. — Die Befruchtung der Blumen durch Insekten und die gegenseitige Anpassung beider. Leipzig (W. Engelmann).

Payer, J.-B. 1857. — Traité d'organogénie comparée de la fleur. Paris (Masson).

Péchoutre, F. 1909. — Biologie florale. Paris (O. Douin).

Porsch, O. 1924. — Methodik der Blütenbiologie ; Abderhalden's Handb. d. biol. Arbeitsmeth., Abt. XI, Lief. 81.

Sprengel, C.-K. 1793. — Das entdeckte Geheimnis der Natur im Bau und in der Be-

fruchtung der Blumen. Berlin. (Herausg. von *P. Knuth*, in Ostw. Klass. d. ex. Wiss. Leipzig. 1894).

Stager, R. 1902. — Chemischer Nachweis von Nektarien bei Pollenblumen und Anemophilen ; Beih. Bot. Centralbl., **12,** 37.

Strasburger, Fitting, etc. 1931. — Lehrbuch der Botanik für Hochschulen, 18. Aufl. Iena (G. Fischer).

Sturm, J. 1902. — Flora von Deutschland, 2. Aufl., Bd **7.** Stuttgart (K. G. Lutz).

Troll, W. 1922. — Über Staubblatt und Griffelbewegungen und ihre teleologischen Bedeutung ; Flora, **115,** 191.

Vaucher, S. P. E. 1841. — Histoire physiologique des plantes d'Europe. Vol. **1.** Paris (M. Aurel frères).

Wéry, J. 1906-1908. Excursions scientifiques. I. Sur le littoral belge, 2e éd. 1908. Bruxelles (Lamertin). Idem. *in* Rev. Univ. Bruxelles, 1905-06, **11,** cf. pp. 517-521 (sans les fig. de 1908).

Wettstein, R. von. 1890. — Zur Morphologie der Staminodien von *Parnassia palustris* ; Ber. d. D. Bot. Ges., **8,** 304.

— 1924. — Handbuch der systematischen Botanik. 3. Aufl. Leipzig (F. Deuticke).

Wydler, H. 1844. — Morphologische Beiträge ; Flora, **27,** 751.

— 1857. — Morphologische Mittheilungen ; Ibid., **40,** 17.

— 1860. — Beiträge zur Kenntniss einheimischer Gewachse ; Ibid., **43,** 395.

NOUVELLES OBSERVATIONS SUR LE COMPORTEMENT DU NUCLÉOLE DANS LA CARYOCINÈSE SOMATIQUE DE *Calystegia sepium*. R. BR. (*Convolvulus sepium* L.) ET SUR SA NÉOFORMATION.

PAR **J. PERSY**

Matériaux. — Les matériaux que nous avons choisis sont les méristèmes radiculaires de *Calystegia sepium.* R. Br.

Technique. — Les observations de notre communication précédente (7) étaient faites sur des coupes de méristèmes radiculaires de la même espèce fixés aux fixateurs de Nawachin et de Helly et colorés à l'hématoxyline ferrique-alcoolique-glycérinée. Nous obtenions ainsi : 1) à l'aide des matériaux fixés au Nawa chin et par des régressions convenables des coupes où la matière nucléolaire définitive n'est pas colorée par l'hématoxyline et 2) à l'aide des matériaux fixés au Helly des coupes montrant la coloration globale de la matière nucléolaire et des chromosomes.

Cependant la différenciation de la matière nucléolaire dans les diverses phases caryocinétiques laisse à désirer et nous avons pensé que nous arriverions à une différenciation plus nette avec des colorations doubles ou avec une coloration élective de la matière nucléolaire. Dans ce but nous avons réalisé :

I. Une fixation par un fixateur de M. Lenoir (2) à laquelle nous avons appliqué deux colorations doubles d'après M. Lenoir (3), c'est-à-dire :

A. Fuchsine basique — vert malachite.

B. Safranine O — bleu polychrome de méthylène.

II. Une fixation par un autre fixateur de M. Lenoir qui permet la coloration élective de la matière nucléolaire par la fuchsine phéniquée. (4)

Bulletin de la Société Royale de Botanique de Belgique, t. LXVIII, fasc. 2, 1936.

Les observations que nous avons notées proviennent, pour la plupart, des préparations obtenues par la première méthode, la seconde nous a été de peu d'utilité.

Nous ajouterons encore quelques observations faites sur nos coupes des méristèmes radiculaires fixés aux fixateurs de Nawachin et de Helly et colorées à l'hématoxyline. En plus des artifices signalés par M. Lenoir (2) nous constatons que son fixateur, auquel nous avons appliqué les deux colorations doubles précitées, provoque dans les couches cellulaires périphériques de nos matériaux, des déplacements de noyaux et de nucléoles. Les premiers sont placés contre les membranes cellulaires et les seconds contre les membranes nucléaires, le tout dans la direction de l'intérieur de l'organe. Parfois aussi les deux ou trois premières couches cellulaires périphériques se détachent, sur une certaine surface, des couches plus internes.

La coloration à la safranine O-bleu polychrome de méthylène s'est montrée, en général, inférieure à celle à la fuchsine basique-vert malachite.

Notes. 1) Nous adopterons, dans notre exposé, les désignations conventionnelles suivantes :

A = fixation au Lenoir (2) + coloration à la fuchsine basique — vert malachite.
B = » » » » + » » la safranine O — bleu polychrome de méthylène
C = » » Nawachin (7) + » » l'hématoxyline ferrique-alcoolique-glycérinée
D = » » Helly (7) + » » » » »
E = » » Lenoir (4) + » » la fuchsine phéniquée.

2) Le fixateur de M. Lenoir avec lequel nous avons employé les deux colorations doubles, sera désigné par Lenoir α, et celui avec lequel nous avons employé la coloration élective par Lenoir β.

3) Coupes de 6μ5 et de 10μ environ d'épaisseur. Grossissement 1140. Lumière solaire et au pétrole.

Observations. Noyaux quiescents et interphasiques. — Dans les coupes A les nucléoles sont colorés uniformément en vert clair par le vert malachite mais nous en rencontrons qui portent plusieurs plages circulaires un peu plus claires qui semblent être des vésicules sphériques enfermés à l'intérieur des nucléoles. Dans leur voisinage nous observons, mais rarement, un ou deux paranucléoles également colorés en vert et qui se trouvent très près d'eux. Ceci dans les couches cellulaires périphériques du cylindre central et dans celles de la pointe. Dans les cellules du cylindre central, principalement dans celles qui ont déjà subi une certaine différenciation et qui sont donc de forme allongée dans le sens longitudinal de l'organe, nous voyons bien plus souvent ces paranucléoles sphériques verts dans le voisinage des nucléoles.

Dans les coupes B les nucléoles présentent une teinte rouge non franc et possèdent plusieurs plages circulaires un peu plus claires. Dans les couches cellulaires périphériques du cylindre central nous ne rencontrons jamais dans leur voisinage ou à une certaine distance d'eux les paranucléoles. Par contre ceux-ci apparaissent nettement dans les cellules du cylindre central et sont colorés en bleu clair.

Par la mèthode B les prochromosomes sont colorés en bleu foncé. C'est probablement à cause de ce fait et aussi par suite de leur petitesse que les paranucléoles nous échappent dans les noyaux celullaires des couches périphériques.

Dans les coupes C les paranucléoles possèdent la même teinte que les nucléoles et ne sont donc pas colorés par l'hématoxyline. Ils nous échappent dans les noyaux cellulaires des couches périphériques et sont même assez difficilement observables dans les cellules du cylindre central à cause de leur manque de coloration.

Dans les coupes D les paranucléoles sont colorés intensément en noir comme les nucléoles. Dans les couches périphériques ils sont difficilement observables à cause de la coloration noire des prochromosomes et aussi à cause de leur petitesse. Dans le cylindre central ils sont facilement observables.

Dans les coupes E les nucléoles sont colorés en rouge par la fuchsine phéniquée ainsi que les paranucléoles que nous observons dans leur voisinage principalement dans le cylindre central.

Les cinq méthodes, mises en œuvre, mettent en évidence que les paranucléoles sont plus volumineux dans les noyaux cellulaires du cylindre central. Les nucléoles sont sphériques dans les noyaux des couches cellulaires périphériques tandis qu'ils sont en général ovales dans le cylindre central et différents de volume presque d'une cellule à l'autre. Les paranucléoles sont toujours nettement sphériques. Plus un nucléole est volumineux, plus le ou les deux paranucléoles sont volumineux. Dans les cellules du cylindre central les paranucléoles ne se trouvent pas aussi rapprochés des nucléoles que dans celles des couches périphériques, parfois ils se trouvent à une petite distance d'eux et nous observons aisément leur indépendance. Nous ne voyons pas les paranucléoles dans tous les noyaux.

Prophase débutante. — Mêmes observations que dans les séries C et D (7). Nous constatons toujours la présence des paranucléoles.

Prophase avancée et métaphase. — Mêmes observations que dans les séries C et D. (7)

Dans les coupes A les traînées ont la même teinte verte que la matière nucléolaire émigrante. Ici les chromosomes sont colorés en rouge très foncé, presque noir, par la fuchsine basique.

Dans les coupes B lors de l'émigration polaire des globules nucléolaires ou du nucléole non fragmenté, les traînées qui les relient à l'espace d'évolution du groupe chromosomial sont colorées en bleu clair tandis qu'eux-mêmes conservent la teinte rouge, légèrement atténuée, du nucléole interphasique.

Dans les coupes E les traînées ont la même teinte rouge que la matière nucléolaire émigrante. (fuchsine phéniquée).

Tandis que les méthodes C et D nous montraient que les traînées se perdent parmi les chromosomes, la méthode A dans des coupes longitudinales, c'est-à-dire dans des métaphases vues de profil, nous montre que l'espace d'évolution des chromosomes est imprégné par de la matière verte, qui ne peut provenir que des traî-

nées, donc du nucléole ou des fragments nucléolaires émigrants. Dans des coupes transversales des matériaux traités par cette méthode, c'est-à-dire dans des métaphases vues en plan, cette imprégnation est beaucoup plus difficilement discernable à cause de sa légèreté. Dans les coupes longitudinales des matériaux traités par la méthode B nous voyons également cette imprégnation de l'espace d'évolution des chromosomes par la matière bleue des traînées. Dans les coupes transversales elle n'est pour ainsi dire presque pas observable à cause de la teinte bleu très clair du cytoplasme.

Nous tenons à revenir sur la grande asymétrie de ces émigrations unies ou bilatérales des fragments du nucléole. Dans les cas de fragmentation bilatérale, par exemple, les deux fragments avec leur traînée ne se trouvent pas toujours vis-à-vis l'un de l'autre de chaque côté du groupe chromosomial et ne sont pas toujours égaux en volume. L'un est parfois petit par rapport à l'autre. Lorsqu'il y a fragmentation unilatérale les fragments ne sont pas toujours égaux et ne se trouvent pas côte-à-côte au centre du groupe. Quand le nucléole émigre sans fragmentation il ne se trouve pas non plus toujours au centre et il est parfois déjà considérablement réduit en volume lorsqu'il git encore près des chromosomes. Nous constatons cette grande asymétrie dans nos cinq séries de préparations.

Nous pouvons nous demander ici ce que deviennent les paranucléoles.

Nous les observons, dans les coupes des matériaux A, dans des noyaux cellulaires de la région méristématique, jusqu'à un stade de développement assez avancé des prochromosomes. C'est dans ces coupes qu'ils sont le plus facilement observables à cause de leur teinte verte nettement différente de celle des chromosomes. Nous ne les avons pas rencontrés dans les phases ultérieures de la caryocinèse.

Métaphase parfaite. (Plaque équatoriale). — Comme dans les séries C et D (7) nous constatons que, au stade de plaque équatoriale, toute trace de matière nucléolaire a disparu. Toutefois, dans la série A, nous rencontrons des plaques métaphasiques où les taches claires des chromosomes semblent présenter une teinte verdâtre. $2n = 24$.

Anaphase. — L'anaphase dans nos matériaux ne présente pas de particularités et lorsque les chromosomes approchent des pôles nous observons le changement de forme et de dimensions que nous ont déjà montré les préparations provenant des fixations C et D (7). Les chromosomes sont formés maintenant d'une partie épaissie terminée par une partie d'un diamètre beaucoup plus réduit, la première étant plus longue que la seconde et ils ne montrent plus de constrictions. Ces parties épaissies apparaissent plus considérables dans la fixation au liquide de Lenoir α que dans celles aux liquides de Nawachin et de Helly. A la périphérie du groupe se trouvent les chromosomes à épaississement très marqués, leurs parties minces sont dirigées vers l'intérieur du groupe.

Dans les coupes A les épaississements possèdent la teinte verte, légèrement

atténuée, de la matière nucléolaire tandis que les parties minces conservent la teinte foncée (fuchsine basique) des chromosomes anaphasiques avant leur transformation. Nous observons des groupes où les chromosomes de l'intérieur ne possèdent pas de partie épaissie verte. Tous les chromosomes des groupes semblent raccourcis.

Dans les coupes B les épaississements n'ont ni la teinte rouge de la matière nucléolaire (safranine O) ni la teinte bleue des chromosomes (bleu polychrome de méthylène) mais une teinte violacée. Nous rencontrons des groupes où les chromosomes de l'intérieur ne présentent pas d'épaississements et dans ces coupes aussi tous les chromosomes, à ce stade anaphasique, semblent raccourcis.

Dans les fixations au Nawachin et au Helly nous observions aussi que les chromosomes périphériques de ces groupes anaphasiques présentent toujours les épaississements les plus considérables, ceux-ci sont dirigés vers l'extérieur des groupes et les parties minces vers l'intérieur. Les chromosomes qui se trouvent à l'intérieur sont beaucoup moins transformés.

Au cours du rapprochement polaire apparaissent dans le cytoplasme des granulations légèrement chromatophiles dans les préparations C. Elles ne sont pas visibles au stade anaphasique de chromosomes à épaississements mais deviennent nettement discernables pendant le rapprochement polaire. Elles diffèrent de volume et paraissent sphériques. Dans les coupes D nous observons, dans les cellules en cinèse arrivées aux stades télophasiques, que le cytoplasme contient des granulations noires de forme sphérique. Mais comme nous avons affaire ici à une fixation par un fixateur mitochondrial, il nous est impossible de dire que ce sont les mêmes que celles observées dans la série C.

Dans la série A les granulations deviennent nettement visibles pendant le rapprochement polaire. Elles sont colorées en vert, comme la matière nucléolaire. Leurs dimensions ne sont pas identiques, il y en a qui sont grosses par rapport à d'autres.

Dans le série B les granulations sont beaucoup plus difficilement observables à cause de la teinte bleu très clair du cytoplasme sur laquelle elles tranchent peu. Elles sont colorées en bleu très clair.

Dans la série E les granulations sont colorées en rouge. De l'ensemble de nos observations sur ces granulations dans les préparations A, B et C il découle qu'elles disparaissent avant l'achèvement complet de la télophase.

Télophase. — Dans les matériaux traités par la méthode A, lorsque le rapprochement polaire atteint son maximum, le groupe chromosomial, vu en coupe transversale, présente une figure en forme d'étoile constituée par les épaississements chromosomiaux qui se sont encore accentués et qui sont disposés sur le pourtour et à l'intérieur du groupe. Les parties minces des chromosomes apparaissent maintenant comme des points foncés disposés à l'intérieur et d'un seul côté du groupe.

A un stade un peu plus avancé, les parties vertes des chromosomes semblent se confondre et les extrémités foncées deviennent beaucoup moins visibles. Ce stade

précède immédiatement une phase de concentration de la matière verte en petits globules ou corpuscules ayant la même teinte verte que la matière nucléolaire définitive. Pendant cette concentration le groupe s'éclaircit et les parties foncées des chromosomes redeviennent nettement distinctes et semblent maintenant un peu plus longues. Cette concentration aboutit à la formation de deux corps, aux contours irréguliers, en matière nucléolaire définitive. A ce stade la membrane nucléaire nouvelle est formée et nous voyons, dans le jeune noyau, la persistance de cordons légèrement chromatophiles, mêlés et reliés à des gros points très chromatophiles ; les deux derniers colorés par la fuchsine basique. Ces cordons ont aussi des contacts avec les corps en matière nucléolaire définitive. (Ces contacts proviennent probablement de l'action du fixateur qui dans l'ensemble a une action assez violente sur les noyaux en formation). Finalement les deux corps en matière nucléolaire définitive tendent à se réunir en un seul pour former ainsi le nouveau nucléole. Dans les matériaux traités par la méthode B nous avons fait les mêmes observations. Cependant ici les globules ou corpuscules du début de la concentration n'ont pas encore la teinte de la matière nucléolaire définitive. Ils sont rougeâtres. La teinte rouge de la matière nucléolaire définitive n'apparaît qu'aux deux corps de contour irrégulier, auxquels aboutit la réunion de ces corpuscules ou globules.

Considérations sur le comportement du nucléole dans la caryocinèse somatique de nos matériaux et sur sa néoformation. — Nous nous abstenons de toute considération sur les plages claires que nous observions sur le nucléole de quelques noyaux quiescents et interphasiques et que nous supposions être des vésicules sphériques enfermés à l'intérieur du nucléole (7). La non-homogénéité de la masse du nucléole a été souvent signalée et elle est aussi mise en évidence par nos matériaux A et B. M. Lenoir, dans une note récente, signale l'existence dans le nucléole du noyau d'une cellule mère du sac embryonnaire de *Lilium Martagon* de vacuoles petites ou grandes, dont la paroi est colorée légèrement en rose par la fuchsine basique comme d'ailleurs la paroi du nucléole lui-même (5).

Dans nos deux séries de coupes A et B, nous n'observons non plus, de même que dans les coupes provenant de nos deux fixations C et D (7), un contact ou un rapport de continuité quelconque entre les chromosomes prophasiques et le nucléole permettant de conclure à un passage de matière de celui-ci à ceux-là.

La fragmentation et l'émigration du nucléole, pendant la prophase avancée et la métaphase, n'ont jamais été signalées, à notre connaissance, comme artifice de fixation.

Nous même, nous considérons nos figures comme naturelles. N. Nihous (6) observant chez *Mercurialis perennis* des fragmentations et des ascensions polaires de globules nucléolaires pendant la métaphase, alors que dans d'autres cellules méristématiques de la racine de la même espèce, il voit le nucléole diminuer progressivement de volume pour ne subsister à la fin qu'à l'état de gouttelette, note les premières comme des métaphases anormales alors que les secondes seraient normales. Il dit que ces processus ne sont pas exclusifs aux Euphorbiacées puisqu'il a observé

des processus identiques chez les Légumineuses (*Phaseolus vulgaris*) et les Crucifères *(Raphanus sativus)* et Wager signale des particularités analogues dans son étude sur le nucléole de *Phaseolus* (1904).

D'après N. Nihous ces caractères des nucléoles paraissent appartenir à un groupe bien plus vaste de plantes.

Dans nos coupes de méristèmes radiculaires de *Calystegia sepium* R. Br. nous voyons parfois des caryocinèses avant le stade de plaque équatoriale parfaite, où le nucléole, émigrant sans fragmentation, est déjà considérablement réduit en volume quand il se trouve encore près des chromosomes, mais nous n'en avons pas rencontré où il est réduit à l'état de gouttelette lorsqu'il se trouve encore parmi les chromosomes. (N. Nihous)

Les fragments nucléolaires au cas d'une émigration bilatérale symétrique restent reliés au champ d'évolution des chromosomes des prophases avancées ou des métaphases, par une traînée se perdant parmi les chromosomes. Nous pouvons supposer dans pareil cas que cette traînée résulte de la tension exercée par les extrémités du corps nucléolaire sur sa région médiane et qu'elle ne représente qu'un détail morphologique du comportement du nucléole à cette phase de la caryocinèse. Mais dans les cellules où l'émigration bilatérale est asymétrique et dans celles où l'émigration est unilatérale avec nucléole fragmenté ou avec nucléole entier, nous voyons que celui-ci ou ses fragments restent aussi reliés à l'espace d'évolution des chromosomes par une traînée et l'examen attentif de pareilles figures donne l'impression que le nucléole s'est ouvert du côté des chromosomes, même dans le cas de non fragmentation. Les traînées ne sont peut-être autre chose que de la matière s'écoulant du nucléole ou des fragments dans l'espace d'évolution des chromosomes métaphasiques et l'imprégnation du cytoplasme dans cet espace par de la matière verte dans les matériaux A et par de la matière bleue dans les matériaux B proviendrait alors de cet écoulement.

La méthode B nous permet de supposer en plus que les traînées ne sont pas constuées par de la matière nucléolaire s'écoulant, telle quelle, du nucléole ou des fragments, mais par de la matière nucléolaire subissant un changement de constitution, au cours de cet écoulement.

Nous n'avons fait aucune observation qui nous permet de dire que cet écoulement supposé est profitable aux chromosomes.

De l'ensemble de nos observations sur les paranucléoles il résulte :

1) Il existe une différence de comportement, vis-à-vis des réactifs colorants employés, entre la chromatine paranucléolaire, la chromatine nucléolaire et la chromatine chromosomiale.

En effet, les paranucléoles ne présentent pas la même réaction de coloration que la matière nucléolaire définitive dans les matériaux traités par la méthode B. C'est cette méthode qui nous montre les fragments nucléolaires ou le nucléole entier émigrants, toujours colorés en rouge, reliés au champ d'évolution des chromosomes par une traînée bleu clair. Les paranucléoles aussi sont bleu clair ici. Ils ne

présentent pas la même réaction de coloration que la chromatine chromosomiale dans les méthodes A, B et C. Ce n'est que la méthode D qui nous montre la coloration simultanée des trois chromatines par le même colorant.

2) Du fait que nous n'observons pas les paranucléoles dans tous les noyaux nous ne pouvons conclure à l'inconstance de leur présence parce qu'ils peuvent se trouver derrière le nucléole par rapport à l'œil de l'observateur.

Toutefois le nombre de noyaux où nous les observons dans les couches cellulaires périphériques du cylindre central est très inférieur au nombre de noyaux où nous les rencontrons dans le cylindre central même. Parfois nous en voyons deux, des autres fois un seul par noyau.

3) Leurs dimensions ne sont pas constantes. Très petits par rapport aux nucléoles dans les couches cellulaires périphériques, ils augmentent notablement de volume dans le cylindre central. Ici le volume des nucléoles, ils sont en général ovales, est loin d'être aussi uniforme que dans les couches périphériques et nous constatons aisément que plus un nucléole est gros, plus le ou les deux paranucléoles sont gros.

4) Ils sont libres, c'est-à-dire ne sont pas reliés aux nucléoles par des fils fins comme le sont les satellites.

5) Ils disparaissent pendant la prophase, très probablement lorsque les chromosomes se rapprochent du nucléole.

V. Ghimpu (1) signale des paranucléoles chez *Hordeum* et il les appelle granulations chromatiques. Après avoir cité les avis de quelques auteurs qui ont observé ces granulations, aussi bien dans les cellules animales que végétales, il arrive à la conclusion suivante : « Il n'y a aucune différence entre les réactions des granulations et celles des autres constituants chromatiques... Les granulations chromatiques se colorent toujours comme les chromosomes, en noir par l'hématoxyline et en bleu par la méthode de Volskonsky (fixateur de Helly) (1).

Nous n'avons pas usé de la méthode de Volskonsky avec notre fixation au Helly, par contre l'application de l'hématoxyline-ferrique-alcoolique-glycérinée à cette fixation nous donne un résultat concordant avec celui de V. Ghimpu. Les méthodes A, B et C nous donnent des résultats qui ne concordent pas avec ceux de cet auteur.

En parcourant les citations de V. Ghimpu nous contatons que les avis sont très partagés quant à la nature de ces granulations qui ont été affublées des noms les plus variés. Nous les avons nommées paranucléoles, nom qui leur a été donné par Dogiel en 1925 (cfr. V. Ghimpu).

Ces avis différents proviennent certainement des grandes différences de traitement que les cytologistes font subir à leurs matériaux. La preuve en est bien les résultats auxquels nous arrivons en appliquant les cinq méthodes précitées.

Les granulations dont nous observons l'apparition dans le cytoplasme au cours du rapprochement polaire et qui disparaissent avant l'achèvement complet de la

(1) Volskonsky. *Sur une nouvelle modification de la technique d'Altmann.* Bulletin d'histologie, n° 5, 1928.

télophase ont été signalées par nous, dans notre communication précédente (7), comme ne pouvant provenir que de la dispersion dans le cytoplasme de la matière nucléolaire émigrant pendant la métaphase. Les résultats donnés par les méthodes A, C et E rendent cette explication assez plausible, (voir tableau) tandis que les méthodes B et D la contredisent dans une certaine mesure.

Par la première, les granulations sont bleues alors que la matière nucléolaire est rouge ; toutefois nous pouvons supposer que cette matière subit, au cours de son expulsion dans le cytoplasme, un changement de constitution analogue à celui que nous montrent les traînées dans cette méthode.

La seconde, étant une méthode de fixation mitochondriale, nous empêche d'être affirmatif sur la nature de ces granulations, en présence des résultats donnés par les méthodes A, C, E et B. Nous nous proposons de revenir ultérieurement sur ce sujet.

Les résultats donnés par les fixateurs et les colorants que nous avons appliqués, sont assez discordants pour ce qui concerne les épaiss issements chromosomiaux ana-télophasiques. Cependant ils nous permettent d'arriver à des considérations intéressantes. Le tableau ci-joint expose ces résultats. Nous y ajoutons ceux relatifs à la matière nucléolaire définitive, à la chromatine chromosomiale, aux paranucléoles, aux traînées et aux granulations.

Nous voyons immédiatement que nous pouvons rapprocher les résultats donnés par A et D pour les observations sur 1 et 4. Ici les épaississements chromosomiaux ont la même teinte que la matière nucléolaire définitive, cependant dans les matériaux A leur teinte est plus claire que celle de cette matière. Par la méthode C les épaississements sont colorés en noir, quoique la matière nucléolaire définitive ne soit pas colorée par l'hématoxyline, dans cette méthode. Ici ils possèdent donc un autre pouvoir réactionnel que la matière nucléolaire définitive. Mais nous pouvons supposer que les épaississements chromosomiaux sont formés non pas par cette matière mais par une matière intermédiaire, colorable par l'hématoxyline et par le vert malachite, et qui deviendra définitivement nucléolaire pendant la concentration et l'éclaircissement suivant le rapprochement polaire, car les épaississements conservent leur chromatophilie pendant le rapprochement.

Un argument favorable à cette supposition nous est fourni par la méthode B et partiellement par la méthode A. Dans la série B les épaississements chromosomiaux n'ont pas la couleur rouge de la matière nucléolaire ni la couleur bleu foncé des chromosomes, ils possèdent une teinte violacée et la teinte rouge de la matière nucléolaire ne commence à apparaître que pendant la phase de concentration télophasique. Dans les coupes A les épaississements chromosomiaux ont une teinte verte plus claire que celle de la matière nucléolaire définitive et celle-ci ne se manifeste qu'aux corpuscules ou globules résultant de la concentration. Dans les matériaux B la teinte violacée des épaississements ne peut pas provenir d'un dépôt de matière nucléolaire rouge néoformée se déposant sur les chromosomes bleu foncé, à partir d'une de leurs extrémités, et provoquant la teinte violacée par superposition, car dans ce cas nous devrions voir dans les matériaux A et au même stade caryocinétique

Méthodes.		1 *Matière nucléolaire définitive.*	2 *Chromatine chromosomiale.*	3 *Paranucléoles.*	4 *Epaississements chromosomiaux ana-télophasiques.*	5 *Traînées.*	6 *Granulations.*
A	*Lenoir α.* *Fuch. bas-vert mal.*	Verte.	Rouge foncé presque noir.	Verts.	Vert clair.	Vertes.	Vertes.
B	*Lenoir α.* *Safr. O-Bleu pol.*	Rouge non franc.	Bleu foncé.	Bleu clair.	Violacées.	Bleu clair.	Bleues.
C	*Nawachin.* *Hématoxyline.*	Non colorée.	Noire.	Non colorés.	Noirs.	Non colorées.	Légèrement chromatophiles.
D	*Helly.* *Hématoxyline.*	Noire.	Noire.	Noirs.	Noirs.	Moins chromatophiles.	?
E	*Lenoir β.* *Fuch. phéniquée.*	Rouge.		Rouges.		Rouges.	Rouges.

une superposition de matière nucléolaire néoformée verte sur les chromosomes rouge foncé presque noir, ce qui provoquerait ici aussi une autre couleur. Or dans les matériaux A les épaississements sont toujours vert clair. La méthode C elle-même, d'ailleurs, parle en faveur de cette supposition. Ici nous observons tout au plus un début de concentration télophasique, parceque c'est pendant cette concentration que la matière des épaississements chromosomiaux devient définitivement nucléolaire et perd parsuite sa chromatophilie, dans cette méthode.

Les épaississements chromosomiaux semblent former avec les chromosomes un tout sans discontinuité et le fait que nous rencontrons des cinèses où ils se montrent principalement aux chromosomes périphériques des groupes nous donne à penser qu'ils n'apparaissent pas simultanément à tous les chromosomes mais d'abord aux chromosomes périphériques. Nous n'avons fait aucune observation donnant une indication sur l'origine de ces épaississements, mais une chose nous paraît certaine, c'est qu'ils sont destinés à la suite de changements constitutionnels importants et d'agglomérations, au cours de la télophase, à former le nouveau nucléole.

Les épaississements chromosomiaux ana-télophasiques ont été signalés par J. Doutreligne chez plusieurs espèces de Cucurbitacées, chez *Calycanthus floridus* et *laevigatus* et chez plusieurs espèces d'Ombellifères (1). Avant elle il n'y a que le cytologiste français M. Lenoir (1926) qui a dessiné une figure se rapprochant de ces aspects (cfr. J. Doutreligne).

Il ne nous appartient pas de discuter les observations et les résultats obtenus par J. Doutreligne. Toutefois, à la suite des résultats concordant obtenus par l'application de la méthode de coloration de Schaede (fuchsine basique — vert d'iode) et (d'après H. Bauer (2)) de la réaction nucléale de Feulgen à des fixations au Benda, au Helly et au Régaud, la cytologiste de Louvain constate que les épaississements chromosomiaux (massues pour cet auteur) ne sont pas formés de chromatine mais ont les mêmes réactions que les nucléoles définitifs.

Nous rappelons, ce que nous avons déjà signalé dans notre communication précédente, que la méthode C nous permet d'affirmer que les épaississements ont une réaction différente de celle de la matière nucléolaire définitive. Le lecteur s'est rendu compte que cette affirmation est confirmée par les méthodes A et B

Nous réservons nos conclusions.

P.-S. Nous remercions M. le Dr A. Conard, Professeur à l'Université libre de Bruxelles, Directeur du Jardin expérimental Jean Massart, qui a bien voulu examiner, à plusieurs reprises, nos préparations.

AERSCHOT, 1935.

(1) DOUTRELIGNE, J. *Chromosomes et nucléoles dans les noyaux du type euchromocentrique.* La Cellule. XLII, fasc. 1, 1933.

(2) BAUER, H. *Die Feulgensche Nuklealfärbung in ihrer Anwendung auf cytologische Untersuchungen.* Zeitschr. f. Zellf 15-1932.

BIBLIOGRAPHIE

1. Ghimpu, V. — *Recherches cytologiques sur les genres Hordeum, acacia, medicago, vitis.* Arch. d'anatomie microscopique, 26, 1930.
2. Lenoir, M. — *Modification du fixateur de Duboscq-Brasil,* C. R. Soc. Biol. T. 103, p. 1253, 1930.
3. Lenoir, M. *Coloration double en deux temps, coloration double simultanée après fixation au picroformol-alcoolique-acétique-bichromaté.* C. R. Soc. Biol. T. 104, p. 1282-83-84, 1930.
4. Lenoir, M. *Une méthode de fixation, conservation et coloration du matériel cytologique végétal.* C. R. Soc. Biol. T. 109, p. 471, 1932.
5. Lenoir,. — *Etude des deux variétés de chromatine dans les noyaux du Lilium Martagon.* C. R. Soc. Biol. T. 118, p. 1554, 1935.
6. Nihous, N. — *Remarques sur l'évolution du nucléole dans les noyaux diploïdiques de quelques Euphorbiacées et Buxacées.* C. R. Soc. Biol. T. 90, p. 215, 1924.
7. Persy, J.— *Observations sur le comportement du nucléole dans la caryocinèse somatique de Calystegia sepium.* R. Br. (Convolvulus sepium. L.). Bull. S. R. Bot. de Belg T. 67. Fasc. 2, 1935.

SÉANCE DU 1er DÉCEMBRE 1935

Présidence de M. V. LATHOUWERS, président.

La séance est ouverte à 10 h. 30.

Sont présents : Mlle Balle, MM. Beeli, Bommer, Castagne, Chainaye, Charlet, Mlle De Geest, M. De Wildeman, le Rév. frère Ferdinand, M. Géronnez, Mlle Henrotin, MM. Henrotin, Homès, Lathouwers, Mme Liebrecht-Lemaieur, MM. Manil, Matagne, Mosseray, Robyns, Rousseau, Stockmans, E. Van Aerdschot, Vandendries, Van Hoeter, Van Oye, Mlle Van Schoor, MM. Van Wyngaerden et le secrétaire.

Se sont excusés : MM. Bouillenne, Culot, Francotte, Gravis, Haverland et Hauman.

L'assemblée entend les communications suivantes :

M. P. Manil. — Quelques données expérimentales sur l'immunité végétale.

M. Manil s'est servi, en vue de ses recherches, du *B. tabacum* WOLF ET FOSTER, du *B. Syringae* VAN HALL, et d'une série d'espèces saprophytes, *B. coli communis*, *B. fluorescens non liquefaciens*, etc.

L'étude envisageait en ordre principal, l'immunité naturelle, puis accessoirement l'immunité acquise.

A la suite de nombreuses expériences dont il expose la technique, l'auteur arrive à la conclusion suivante : En général, aucun facteur (physique, chimique ou humoral), pris isolément n'a pu expliquer la réceptivité, dans certains cas élective, des plantes en expérience *(Lilas, Tabac, Haricot,* etc.) vis-à-vis des deux espèces pathogènes mentionnées, pas plus d'ailleurs que l'immunité de ces mêmes plantes vis-à-vis d'organismes saprophytes.

Des résultats intéressants ont néanmoins été acquis. A citer, entre autres, la parfaite spécificité des lésions provoquées par le *B. Syringae* et le *B. tabacum* sur des plantes de familles très différentes ; la spécificité assez marquée de l'agglutination de bactéries par des extraits frais de plantes, spécificité étrangère à l'immunité et dépendant à la fois de la plante et de la bactérie ; l'absence de toxines dans les liquides de culture des bactéries phytopathogènes étudiées ; la présence de sortes d'aggressines dans les extraits frais de plantes infectées par le *B tabacum* · des phénomènes d'allergie provoqués par l'absorption de filtrats bactériens par les racines de *Haricot,* etc.

M. R. Mosseray. — I. Matériaux pour une flore de Belgique. Les genres *Bidens* et *Galinsoga*. — II. *Rosa dumalis* var. *Favrati*, plante nouvelle pour la flore belge.

Le secrétaire résume les communications suivantes que leurs auteurs lui ont adressées pour être présentées à la séance :

M. A. Gravis. — Généralités sur les préfeuilles.

MM. A. Culot et C. Francotte. — Compte-rendu de l'herborisation générale de la Société en 1935.

M. Vandendries fait ensuite les deux communications suivantes :

Congrès International de Génétique de Moscou.

Répondant à l'invitation des autorités scientifiques russes, le Comité organisateur du Congrès international de Génétique, à l'unanimité de ses membres, a fixé son choix sur la ville de Moscou pour y tenir ses prochaines assises.

Le comité me charge de faire connaître cette décision aux génétistes belges.

Projet d'excursion de la Société mycologique de France.

Profitant de mon séjour au laboratoire de M. le professeur Guilliermond, à la Sorbonne, j'ai eu l'avantage d'assister à la séance du 4 novembre 1935, de la Société mycologique de France, séance tenue à l'Institut national agronomique, et d'y donner une conférence sur la sexualité des champignons.

Au cours de cette séance le secrétaire a rendu compte de l'excursion annuelle qui a eu lieu cette année, dans les environs de Barcelone, et, à cette occasion, la Société m'a exprimé le désir de fixer en Belgique le lieu de son prochain voyage d'exploration.

Je fais appel à mes confrères mycologues belges pour l'organisation de cette excursion, au sujet de laquelle tous les membres présents ont tenu à exprimer leur plus cordiale sympathie et leurs vœux de succès.

Le secrétaire de la Société mycologique sera tenu au courant des résultats de ma démarche.

Je tiens à exprimer ici mes plus chaleureux remerciements à M. le professeur Guilliermond pour sa cordiale hospitalité et à MM. les docteurs Kühner et Gravauda pour leur obligeance extrême à me prêter leur précieuse collaboration.

La séance est levée à 17 heures.

GÉNÉRALITÉS SUR LES PRÉFEUILLES

PAR **A. GRAVIS**, *Professeur émérite.*

On a donné le nom de préfeuille ou de primefeuille à la première feuille de chaque rameau. Cette première feuille occupe une situation toute particulière : elle est comprimée entre la tige-mère et le rameau, aussi se développe-t-elle souvent peu.

Chez les Monocotylées, elle est fréquemment réduite à une courte gaine bicarénée et sert de protection au bourgeon axillaire dans sa jeunesse. Telle est la préfeuille chez le *Tradescantia virginica* (1) et aussi celle de la plupart des *Graminées* et des *Cypéracées*. Dans certaines espèces, les pousses souterraines produisent plusieures feuilles qui se comportent de la même manière en formant des gaines de plus en plus longues qui protègent les pousses qui sortent de terre.

Chez les *Ruscus*, le mode de développement de la préfeuille des tiges souterraines est comparable à ce que nous venons de dire. Le développement de la préfeuille des rameaux aériens est tout autre et a été longtemps méconnu. C. Joyeux (2) a réussi à démontrer que l'organe désigné avant lui sous le nom de Cladode est en réalité une préfeuille qui prend la forme d'un large limbe pourvu de nombreuses nervures et de chloropholle. Cette préfeuille remplit parfaitement le rôle habituel d'une feuille élaboratrice. Au-dessus d'elle le rameau avorte de sorte qu'on peut dire que le *Ruscus* est aphylle sauf par ses préfeuilles.

Parmi les Monocotylées, il faut mentionner encore les *Lemnacées*.

Chez les Dicotylées aussi, la préfeuille est généralement peu développée : elle enveloppe le jeune rameau axillaire. Dans les *Cactacées*, elle se comporte d'une façon très spéciale : sa gaine et le parenchyme de son limbe avortent, tandis que ses nervures s'allongent en épines fortes et proéminentes qui écartent les animaux herbivores (3).

(1) A. Gravis. Recherches anatomiques et physiologiques sur le *Tradescantia virginica* L. *Mémoires in-4° publiés par la Classe des Sciences de l'Académie royale de Belgique*, tome LVII, 1898.

(2) L. Joyeux, Valeur morphologique du Cladode chez les Ruscées. *Mémoires in-8° publiés par la classe des Sciences de l'Académie royale de Belgique*, 1927.

(3) A. Gravis, Observations anatomiques et éthologiques sur les Cactacées et les Lemnacées. *Mémoires in-8° publiés par la Classe des Sciences de l'Académie royale de Belgique*, 1935.

En résumé, par suite de modifications plus ou moins profondes, la préfeuille est souvent capable de remplir un rôle très particulier. Elle peut être un organe de protection pour le jeune rameau, un organe de défense pour l'organisme tout entier, un organe d'élaboration remplaçant les autres feuilles ; on peut soupçonner qu'elle est capable de devenir une bractée dans les inflorescences.

Si nous portons notre attention sur les circonstances dans lesquelles se sont produites les modifications qui nous préoccupent, nous constatons qu'il est possible d'en trouver la cause dans ces circonstances mêmes. Il faut tout d'abord rappeler la situation des préfeuilles *(Tradescantia)*, leur premier développement à l'abri de la feuille axillante *(Graminées, Cypéracées)*, l'atrophie des rameaux axillaires et de leurs feuilles *(Ruscus, Asparagus)*, la sécheresse au moment de l'entrée en végétation *(Cactacées)*, la basse température agissant sur des plantes originaires de pays chauds *(Lemnacées)*.

L'influence du milieu ambiant, notamment de la sécheresse et du froid, ont souvent provoqué la déchéance d'espèces en voie de formation. Ce phénomène a généralement été désigné sous le nom d'adaptation. Ce terme exprime bien l'état dans lequel se trouve actuellement une espèce déterminée, mais n'explique nullement comment s'est faite cette adaptation. C'est ici que les idées de Goethe sur les métamorphoses et celles de Lamarck sur l'influence du milieu reprennent toute leur valeur.

La notion d'organisme dont la déchéance résulte des circonstances spéciales dans lesquelles ils vivent se retrouve dans le règne animal : elle est surtout manifeste chez les vers intestinaux. Plongé dans un aliment digéré par son hôte, maintenu dans une obscurité et une température constantes, condamné à l'immobilité, tenu à l'abri de toute sensation, le *Tenia* est privé de tube digestif, d'organes de sens et de locomotion.

Dans le règne végétal, les conditions de milieux capables de provoquer la dégradation de la structure sont principalement la sécheresse d'une part, le froid d'autre part. Des plantes xérophiles, abusivement appelées plantes grasses, existent dans un certain nombre de familles. Dans les *Crassulacées*, les espèces qui vivent sous un climat caractérisé par de longues périodes sans pluies, ne peuvent subsister que grâce aux provisions d'eau qu'elles font dans leurs feuilles considérablement épaissies.

Beaucoup de *Cactacées* et de plantes cactiformes possèdent des tissus aquifères dans l'écorce de leur tige, laquelle est souvent munie de mamelons ou de côtes remplaçant leurs feuilles rudimentaires ou complètement absentes.

La persistance d'une basse température produit des résultats analogues à ceux de la sécheresse : régression des organes d'élaboration qui chez les *Lemnacées* sont réduits aux préfeuilles, lesquelles sont à un tel état de dégradation que leur nature a été méconnue jusqu'ici.

HERBORISATION GÉNÉRALE DES 23 ET 24 JUIN 1935 DANS LES VALLÉES DU VIROIN ET DE SES AFFLUENTS

DIRIGÉE PAR MM. **CULOT** ET **FRANCOTTE**

C'est la troisième fois depuis sa fondation que la Société explore, en herborisation générale, la région qui limite au sud la fagne namuroise, formant la partie occidentale de la zone « calestienne » dénommée par Crépin « bande méridionale du Calcaire de Givet ». Cette région présente un facies particulier par ses « tiennes » d'une structure géologique caractéristique, où domine le calcaire, tiennes portant dans le pays des noms tels que « tienne au pauquî » = montagne au buis, « tienne aux sous » = roche à lomme, etc.

Comme ce pays accidenté, renfermant encore quantité de lieux incultes, si pittoresque pour le touriste et si intéressant à tous points de vue, est particulièrement riche en orchidées, il est de tradition de l'explorer au début de juin. Aussi, chargés cette année d'élaborer le programme de l'herborisation, avions-nous choisi les dates des 8, 9 et 10 juin... mais il en fut décidé autrement : d'où remaniement complet ! Et la coïncidence avec le solstice valut aux participants d'être l'objet d'une attention toute spéciale de Messire Phébus !

PREMIÈRE JOURNÉE : *Conducteur* : M. CULOT.

Donc, le dimanche 23 juin, de nombreux amis de Flore descendaient en gare de Mariembourg, terminus du train : ils y faisaient aussitôt la connaissance d'un jeune et fervent botaniste local, M. Gossiaux, qui, connaissant très bien le pays à ce point de vue, s'offrait à les piloter durant les deux journées, en compagnie des guides.

Comme il fallait attendre environ une heure pour se rendre à Nismes en train, il fut décidé de se diviser en deux groupes : celui des moins « impédimentés » se

dirigera à pied vers la Montagne-au-Buis, longera son flanc sud, tandis que l'autre groupe, bagages déposés à Nismes (gare), viendra à la rencontre du premier.

Faisant partie du premier, nous suivons, derrière la gare, la rive gauche de la Brouve, affluent de l'Eau-Blanche, et récoltons *Lepidium Draba* L., *Tunica prolifera* (L.) Scop., *Amsinckia lycopsoides* Lehm. ; bientôt l'on suit le tracé abandonné du chemin de fer, dans la direction de Fagnolles, où l'on remarque, entre autres : *Rumex scutatus* L., *Cardaminopsis arenosa* (L.,) Hayeck., *Echium vulgare* L., *Genista tinctoria* L., *Prunus Malaheb* L., en fruits et de nombreux *Salix* variés. Descendant dans une prairie fraîche, nous faisons ample moisson de *Trifolium ochroleucum* Huds. et de *Scabiosa pratensis* Jord. ; un peu plus loin, *Geranium pratense* L. étale à profusion ses belles corolles violacées. Nous arrivons ainsi au pied de la Montagne-au-Buis, sous le couvert d'une végétation luxuriante dont la fraîcheur est la bienvenue. Voici *Viburnum Lantana* L. ; *Tilia cordata* Mill., *Astragalus glycyphyllos* L., *Melica nutaus* L.; *Fragaria moschata* Duch., et bientôt apparaît à nos yeux émerveillés le rutilant *Geranium sanguineum* L. qui s'insinue partout et décore les flancs du massif rocheux de ses superbes corolles ; çà et là quelques pieds de *Platanthera chlorantha* C. Rich. et un seul *Cephalanthera alba* (Crantz.) Simonk... Plus loin, entre notre sentier et l'Eau-Blanche, une prairie nous présente *Althaea hirsuta* L., *Stachys germaniea* L. et *Allium ursinum* L. (défleuri).

Au détour du sentier, nous croisons l'autre groupe, dirigé par le président et le secrétaire, venus d'une autre direction... ce groupe fait demi-tour, et, en longue file, nous gagnons le café de la gare, aux fins de... nous réhydrater, avant de prendre le chemin du village, où sans doute le ravitaillement nous attend. Le temps nous fait malheureusement défaut pour visiter — comme il avait été projeté — quelques curiosités de l'endroit, le parc et le château avec son musée, le mégalithe, la Roche trouée, etc.

Au seuil du Grand'Hôtel, un joyeux groupe nous attend : celui des Liégeois, arrivés par la route. On lie connaissance et l'on ouvre les « vasculums », échangeant les observations en attendant — un peu longuement — que la table soit servie. Enfin nous voici groupés dans la vaste salle à manger, botanistes de tous âges, venus de partout, dont bon nombre de dames.

A 2 h. et demie le signal est donné de se remettre en route. Après avoir retraversé le centre de ce ravissant lieu de tourisme, ceinturé de hautes cîmes verdoyantes, il s'agit de gagner le sommet, sous un soleil sénégalien : nous n'y parviendrons qu'au prix d'un long détour, qui nous permettra de récolter quelques espèces non encore vues : entre autres *Ophrys fuciflora* Reich. ; *Cœloglossum viride* (L.) Hart., *Helianthennum nummularium* (L.) Mill., à fleurs crême (un pied çà et là).

Nous voici sur le plateau des « abannets » d'où le regard découvre un vaste horizon. Le temps nous manque encore pour faire le tour de ces vastes entonnoirs aux flancs hérissés de promontoires calcaires, paléo-gouffres dont l'origine est encore mystérieuse, et dont l'un des plus profonds est le « fondry des chiens » en langage du pays. Ce vaste tienne, en partie cultivé, est d'ordinaire un jardin d'orchidées : mais les conditions météorologiques (forte sécheresse surtout) nous les ont rendues cette

année très clairsemées et surtout défleuries ; à part *Ophrys fuciflora* Reich., *Cœloglossum viride* (L.) Hart ; l'on récolte un pied d'*Orchis purpurea* Huds. et, plus loin, quelques-uns d'*Orchis ustulata* L.

Continuant notre direction, nous croisons le profil du tunnel et traversons des plantations de pins, après quoi le plateau, tout à fait inculte, s'élargit, parsemé çà et là de buissons, notamment de *Juniperus communis* L. Le groupe des chercheurs s'égaille et récolte, entre autres :

Fragaria viridis Duch.
Aquilegia vulgaris L.
Genista sagittalis L,
Teucrium Chamaedrys.
Globularia Willkommii Nijm.
Polygonatum officinale All.
Ophrys apifera Huds.
Hippocrepis Comosa L.
Polygala Comosa Schkuhr.
Thlaspi perfoliatum L.
Brunella laciniata L.
Antennaria dioïca Gaertner.
Koehleria gracilis Pers.
Ophrys muscifera Huds.

Nous contemplons vers la droite le superbe panorama de la vallée du Viroin, rivière qui contourne le massif, tandis que, droit devant nous, s'aperçoivent, dressés au sommet d'un roc, les ruines du vieux manoir de Haute-Roche. La descente du plan incliné nous rapproche insensiblement de la rivière... la chaleur, de plus en plus accablante, force les plus intrépides à chercher l'ombre dans cette oasis de verdure, où la caravane, un instant rassemblée, se disperse à nouveau. L'endroit est prometteur de raretés : voici *Platanthera bifolia* (L.) Rich. en nombreux pieds et aux corolles exhalant un parfum suave, quelques pieds d'*Epipactis atropurpurea* Rafm. non ouverts... mais, chut ! nous voici dans le sanctuaire de la Belle-au-bois dormant : le fameux *Limodorum abortivum* (L.) Sw. aux gracieuses corolles violacées piquées sur des hampes dressées se dissimulant — heureusement — aux yeux non exercés ! *Noli tangere !* Cependant, le gros de la troupe a traversé le pont rustique et nous attend au pied des rocs, au sommet desquels il y a encore à glaner (entre autres *Cotoneaster integerrima Medik, Anthericum Liliago* L.), mais personne ne se sent le courage d'entreprendre cette ascension ! Il y aurait encore bien des choses intéressantes à récolter, non loin de là... mais le temps presse ! L'on se dirige vers le gentil et propret village de Dourbes, où l'on trouve enfin de quoi se rafraîchir, se désaltérer et... se reposer. Mais les guides sont sans pitié ! En route ! et nous voilà à nouveau partis en longue file, à la conquête de nouveaux « tiennes », prometteurs de moissons... florales. Et voici *Linum tenuifolium* L. ainsi que d'assez nombreux pieds d'*Ophrys* (surtout fuciflora) et de divers *Orchis* déjà rencontrés ; de nombreux buissons aussi de *Juniperus communis* L. Marchant dans la direction de Mariembourg, nous retrouvons quelques confrères ayant suivi un autre itinéraire ; nous arrivons ainsi à l'habitation bien répérée de *Gymnadenia odoratissima Rich.* malheureusement non encore épanouie : l'on en prélève une fleur, qui permet d'identifier cette rareté, qui se trouve mélangée avec son sosie *Gymnadenia conopea* R. Br. (encore en boutons également). Nous nous trouvons sur le plateau de la Mon-

tagne-au-buis, que nous traversons dans la direction de Nismes, et où nous remarquons, entre autres bonnes espèces :

Carex humilis Leyss.
Thlaspi montanum L.
Daphne Mezereum L.
Bupleurum falcatum L.
Veronica prostrata L. (défleur).
Rosa pimpinellifolia (var. Mariaeburgensis Redouté).
Orobanche Teucrii Hol. (abondant).

Approchons-nous de la crête escarpée, d'où l'on jouit d'un nouveau et grandiose panorama ; tout-à-coup notre attention est attirée par une superbe fleur mauve : *Anemone Pulsatilla L.* est là dans toute sa splendeur, très en retard (un seul pied encore fleuri et repéré récemment par M. Gossiaux) : *Noli tangere !* encore une fois... et la caravane passe. C'est en vain qu'on cherche *Loroglossum hircinum*, Rich dont c'est aussi la station, et l'on dégringole un sentier de chèvres tracé au milieu des buissons robustes et serrés de *Buxus sempervirens* L. En face s'élève un autre « tienne » très escarpé et qui doit être aussi intéressant à explorer... mais une autre fois ! C'est la légendaire Roche-à-Lomme, au sommet de laquelle est plantée une grande croix : il nous reste quelque temps pour en contourner le pied, dont les escarpements sont garnis de *Melica ciliata* L., *Sesleria cœrulea* L. Ard., *Seseli Libanotis* (L.) Koch, *Silene nutans* L., *Rumex scutatus* L., *Digitalis lutea* L., etc.

De l'autre côté de la route de Dourbes, nous trouvons dans une carrière abandonnée *Stachys alpinus* L. et *Ophrys apifera* Huds.

Nous regagnons la gare de Nismes, où quelques confrères nous quittent ; enfin l'on arrive à l'hôtel.

L'heure du souper va sonner, ainsi que celle de la séance extraordinaire de la société : les participants à cette longue mais intéressante randonnée sont enchantés des récoltes faites, mais la plupart harassés et satisfaits de goûter un peu de repos.

Deuxième journée : *Conducteur* : M. Francotte.

Nous quittons le Grand-Hôtel à 8 heures, ayant comme objectif l'exploration du massif givetien improprement dénommé « Pont d'Avignon » (1) et appelé exactement « d'sus l'Mousty » sur Nismes et « les Monts » sur Petigny. Il est couvert de maigres taillis où dominent le charme, le coudrier et le chêne, abritant de menues essences ligneuses spéciales au calcaire, telles que : *Pirus torminalis* (L.) Ehrh. *Rhamnus cathartica* L., *Viburnum Lantana* L., *Cornus mas* L., *Daphne Mezereum* L. Là où la couche de terre est assez épaisse s'enclavent quelques cultures ; ailleurs

(1) Cette appellation insolite, qui traîne encore dans les manuels de géographie et les guides touristiques pour désigner la montagne traversée par le court souterrain de 2700 m. de la rivière, relève de la haute fantaisie. Dauvignon — dans les archives nismoises « elsurdgeon d'Dauvignon » — désigne simplement la fausse source qui sort du rocher portant l'antique moutier (mousty) fortifié en ruines (le suffixe -on-ona, si fréquent en toponymie, signifiant « source » en celtique). De quelle imagination était doué l'inventeur de l'assimilation au fameux pont « où tout le monde danse en rond ! »

des clairières ont été plantées de pins noirs (d'Autriche) ; cependant, il reste assez bien de pelouses sèches qui nous ont gardé la flore indigène.

Après une brève visite à la résurgence de l'Eau-Noire, nous pénétrons dans l'arboretum forestier qui garnit le versant oriental du tienne, sous la conduite de M. L. Blondeau, directeur honoraire général des Eaux et Forêts. La très intéressante causerie faite sur ce sujet par le distingué forestier fut très appréciée.

Par un sentier très montueux, nous gagnons « Matricolot » (1), la plus puissante des excavations d'où l'on a extrait de la limonite. Ses parois sont garnies d'épicéas en gradins, dont les jeunes pousses, d'un vert tendre tranchant sur fond noir fournissent une impression à la fois grandiose et reposante, que le regretté Jean Massart comparaît à quelque paysage des Vosges... Et la moisson commence !

Sous une pineraie, des grappes jaune pâle de *Monotropa Hypopitys* L. sortent timidement du matelas d'aiguilles mortes en faisant « la crosse » à la façon des oignons qui lèvent. Empruntant la voie de « drî-moncia » entre les deux « potelles » sur une bande d'environ 300 m., mais de faible largeur, nous trouvons en abondance *Fumana procumbeus* G. et G. ; quelques pieds portent des fleurs bien épanouies, mais la plupart ont encore les pétales enroulées en cornets à pointes rougeâtres ; c'est sur un caïloutis de schiste calcareux que croît cette rarissime cistacée vivace aux tiges rameuses, étalées, souvent déchaussées.

En dévalant les « revers du maire » endroit bien exposé au midi, nous admirons une colonie de *Loroglossum hircinum* Rich. : 13 pieds superbes, de 40 à 70 cm., avec des hampes florales de 25 cm. et plus ! Nous passons de là près du petit oratoire de N.-D. de Foy, où quelques raretés botaniques se sont donné rendez-vous :

Rosa pomifera Herrm.	Bupleurum falcatum L.
Orobanche Teucrii Hol.	Salvia pratensis L.
Linaria monspessulana (L.) Mill. (en boutons).	Geranium sanguineum L. (introduit).
Lathyrus tuberosus L. (en boutons).	Epipactis atropurpurea Rafim.
Aquilegia Vulgaris L.	Gymnadenia conopea R. Br.
Linum tenuifolium L.	Les 3 Ophrys. (2).

Près de là, un champ de seigle nous fournit l'occasion de détailler la flore adventice messicole (nous négligeons les espèces ubiquistes) :

Delphinium Consolida L.	Bunium Bulbocastanum L.
Iberis amara L.	Scandix Pecten-Veneris L.
Legouzia Speculum-Veneris (L.) Fisch	Caucalis daucoïdes L.
Orlaya grandiflora Hoffm.	Phleum pratense L. (var. nodosum Dum.)

(1) Contraction et corruption des prénom et nom de l'ancien exploitant de la « fondrie » Mathî-(eu) Colot.

(2) Bien que tous les ouvrages de botanique mentionnent indifféremment Mai-juin pour l'époque de floraison des Ophrys, il y a lieu de noter l'ordre de succession suivant pour le début de l'épanouissement : *O muscifera* Huds., fin mai, O. *fuciflora* Rch., 1re quinzaine de juin, *O apifera* Huds., fin juin.

Au « revers de Chenaux » un large espace vide ayant porté un msasif d'épicéas exploité il y a trois ans, nous montre comment s'est reconstituée la flore herbacée spontanée, qui avait complètement disparu par suite du manque de lumière.

Epilobium angustifolium L.
Melilotus officinalis (L.) Medik.
Senecio Jacobaea L.
Hypericum perforatum L.
Fragaria vesca L. — etc.
Scabiosa columbaria L.
Veronica officinalis L.
Taraxacum officinale Web.
Cirsium arvense (L.) Scop.
Stachys alpinus L. — etc.

Par le sentier caracolant dans la vallée du lit de trop-plein de la rivière, nous atteignons l'extrémité ouest du plateau, où nous remarquons l'association végétale des crêtes ; nous citerons, entre autres :

Taraxacum levigatum (W.) D. C.
Arabis hirsuta (L.) Scop. (en fruits).
Allium Sphaerocephalum L.
Carex humilis Leyss.
Sesleria cœrulea (L.) Ard.
Melica Ciliata L.
Rosa pimpinellifolia (L.)

Cette dernière drageonnant à profusion sur une surface de plus de deux ares.

Nous contournons la « fosse Pierrot » par un chemin récemment aménagé pour atteindre l'« adugeoir », point d'engouffrement de l'Eau-Noire (1). Sous bois, nour trouvons un luxuriant tapis de *Mercurialis perennis* L., avec çà et là, *Paris quadrifolia* L., *Melica uniflora* Retz, *Melica nutans* L., *Polygonatum officinale* All., *Arabis pauciflora* Gke. (au printemps fleurit ici en abondance *Scilla bifolia* L.).

Mais l'héroïsme des participants fléchit à l'apparition du « Café des Grottes » à Frasnes, et force nous est de biffer de notre programme l'exploration du paléo-récif de marbre rouge de « l'Arche » avec son habitation très étendue de *Prunus Mahaleb* L., déjà signalée par A. Determe en 1863 (2) — ainsi que celle du « tienne de Boussu » qui nous promettait, entre autres : *Aceras authropophora* R. Br., *Orchis ustulata* L., *O. militaris* L., *O. Simia* Lmk.

Sous un soleil de plomb, vous regagnons Nismes par l'ancien diverticule romain (3) à flanc de coteau du « tienne du Lion », qui nous met en présence de deux stations bien fournies de *Geranium pyrenaïcum* L. et de *Lathyrus* Alphaca *L.*, Enfin, last not least, des confrères découvrent, dans le jardin même de l'hôtel, où l'on venait de rentrer, *Scleropoa rigida* (L.) Gris. (4).

Après un déjeûner tardif et d'autant plus réconfortant, les excursionnistes prennent congé de leur hôtesse, M^me^ Pornin, et vers 16 heures, les uns par le rail, les

(1) Une grotte, véritable merveille, avec des salles spacieuses et des couloirs ornés de draperies et de stalactites, sera incessamment ouverte au public sur un parcours de 800 m.

(2) *Bull. Soc. roy de Bot. de Belg.*, t. II, p. 156.

(3) Cette voie secondaire reliait Agimont sur la Meuse à Avesnes (France) par Gimnée, S. Hilaire, Dourbes, Nismes, Dailly et Chimay.

(4) Dernière récolte : *Agrostis interrupta* P. B. en gare de Mariembourg (Charlet.).

autres par la route, reprennent le chemin du logis, enchantés des récoltes faites dans cette riche région.

Nous avons noté la présence de :

MM^mes^ Lathouwers, Bouillenne, Cosandey, Monoyer, M^elle^ Moulaert, MM. Baar, Beeli, Bouillenne, Charlet, Cornil, Cosanday, Culot, Demblon, Delarge, Desguin, Duvigneaud, Fr. Ferdinand, Francotte, Giltay, Hauman, Haverland, Heinemann, Hénin, Imler, Lathouwers, Lazar, Marchal, Maréchal, Matagne, Monoyer, Nijs, Philippart...

Table des Matières du tome LXVIII

FASCICULE 1.

F. Demaret. — Échanges respiratoires en fonction de l'hydratation chez les tubercules de *Bryonia dioica* Jacq. au cours de leur cycle végétatif 7

Assemblée générale du 3 février 1935 19

Ray. Bouillenne. — Compte rendu de l'herborasation générale de la Société Royale de Botanique de Belgique, dans les Fagnes de la Baraque Michel 21

L. Imler. — Note sur quelques champignons récoltés au cours de l'herborisation générale de la Société en 1934 38

Ray. et M. Bouillenne. — Contribution à la Phytogéographie des Hautes-Fagnes en Belgique 41

P. Van Oye. — Desmidiées du district subalpin de la Belgique 59

R. Mosseray. — Matériaux pour une flore de Belgique. IV. Le genre *Verbascum* 88

A. Maréchal. — Le *Cicendietum* en Belgique 104

H. Lonay et A. Monoyer. — Rapport sur l'activité du Cercle de Botanique liégeois en 1933 et 1934 110

Séance du 5 mai 1935 115

H. J. Van Langendonck. — Étude sur la flore et la végétation des environs de Gand 117

FASCICULE 2

Séance extraordinaire tenue à Nismes le dimanche 22 juin 1935 181

Séance du 13 octobre 1935 182

P. Martens. — Pollination et Biologie florale chez *Parnassia palustris* .. 183

J. Persy. — Nouvelles observations sur le comportement du nucléole dans la caryocinèse somatique de *Calystegia. Sepium* R. Br. *(Convolvulus sepium* L. et sur sa réformation 222

Séance du 1er décembre 1935 234

A Gravis. — Généralités sur les préfeuilles 236

A. Culot et C. Francotte. — Herborisation générale des 23 et 24 juin 1935, dans les vallées du Viroin et de ses affluents 238

Table des matières du tome LXVIII 245

IMPRIMERIE J. DUCULOT, GEMBLOUX (BELGIQUE).

SOMMAIRE

PAGES

Séance extraordinaire tenue à Nismes le dimanche 22 juin 1935. 181

Séance du 13 octobre 1935 182

P. MARTENS. — Pollination et Biologie florale chez *Parnassia palustris* 183

J. PERSY. — Nouvelles observations sur le comportement du nucléole dans la Caryocinèse somatique de *Calystegia sepium* R. Br. *(Convolvulus sepium* L.) et sur sa reformation..... 232

Séance du 1er décembre 1935. 234

A. GRAVIS. — Généralités sur les préfeuilles 236

A. CULOT et C. FRANCOTTE. — Herborisation générale du 23 et 24 juin 1935, dans les vallées du Viroin et de ses affluents 238

Table des matières du tome LXVIII 245